

SÉRIE A, N° 3330

N° D'ORDRE :

4202

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MARCEL BOURNÉRIAS

1^{re} THÈSE.

LE PEÜPLEMENT VÉGÉTAL DES ESPACES NUS

Essais expérimentaux sur la genèse de divers
groupements pionniers.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 31 Mai 1957 devant la Commission d'examen.

MM. CHOUARD, *Président*.

DE CUGNAC }
ULRICH } *Examineurs.*

Extrait du *BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE FRANCE*

Tome 106, *Mémoires* 1959.

SÉRIE A, n° 3330

N° D'ORDRE :

4202

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MARCEL BOURNÉRIAS

1^{re} THÈSE.

LE PEUPLEMENT VÉGÉTAL DES ESPACES NUS

Essais expérimentaux sur la genèse de divers
groupements pionniers.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 31 Mai 1957 devant la Commission d'examen.

MM. CHOUARD, *Président*.

DE CUGNAC { *Examineurs.*
ULRICH }

Extrait du *BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE FRANCE*

Tome 106, *Mémoires* 1959.

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Anal. sup. et Algèbre sup.	WIEMANN	T	Chimie organ. structurale.
FOCH	T	Méc. phys. et expérimentale.	JACQUINOT	T	Spectr. et Phys. céleste.
PAUTHENIER	T	Électrotechnique générale.	VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.	DESTOUCHES	T	Théories physiques.
PRENANT	T	Anat. et Histol. comparées	PRUVOST	T	Géologie.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	AMIEL	T	Chimie (P.C.B.).
PÉRÈS	T	Méc. des fluides et appl.	HOCART	T	Minéralogie.
LAUGIER	T	Physiologie générale.	J. P. MATHIEU	T	Physique (P.C.B.).
M. CURIE	T	Physique (P.C.B.).	COUTEAUX	T	Biologie animale (P.C.B.).
BARRABÉ	T	Géol. struct. et Géol. applq.	MAY	T	Biologie animale (P.C.B.).
G. DARMOIS	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	CHOQUET	T	Calcul différentiel et intégral.
J. BOURCART	T	Géogr. phys. et Géol. dynam.	FELDMANN	T	Biologie (P.C.B.).
PLANTEFOL	T	Botanique.	GUINIER	T	Physique (P.C.B.).
GRASSE	T	Évolut. des êtres organisés.	JOST	T	Biologie (C.B.).
PRÉVOST	T	Chimie organique.	FORTET	T	Calcul des probabilités.
BOULIGAND	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	SCHWARTZ	T	Méthodes mathématiques de la Physique.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.	CHOUARD	T	Physiologie végétale.
WYART	T	Minéralogie.	MALAVARD	T	Aviation.
TEISSIER	T	Zoologie.	BRELOT	T	Calcul différentiel.
MANGENOT	T	Biologie végétale.	NORMANT	T	Chimie (P.C.B.).
P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.	BENARD	T	Chimie (P.C.B.).
MONNIER	T	Physiologie des fonctions.	BUYAT	T	Botanique (E.N.S.).
PIVETEAU	T	Géologie.	DUGUE	T	Statistiques mathématiques.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	GÉLOSO	T	Chimie (S.P.C.N.).
H. CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
LAFFITE	T	Chimie générale.	ULRICH	T	Physiologie végétale.
FAVARD	T	Mécanique générale.	MARÉCHAL	T	Optique théorique et appl.
COULOMB	T	Physique du Globe.	KIRSMANN	T	Théories chimiques.
M ^{lle} COUSIN	T	Biologie animale (P.C.B.).	CHADEFAUD	T	Botanique.
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	DESTRIAU	T	Physique (M.P.C.).
P. DRACH	T	Zoologie.	M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie générale.
KASTLER	T	Physique.	SALEM	T	Mathématiques générales.
EPHROSSI	T	Génétique.	LELONG	T	Mathématiques générales.
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.	DEVILLERS	T	Anat. et histol. comparée.
RIVIÈRE	T	Géologie (S.P.C.N.).	EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
GAUTHERET	T	Biologie végétale (P.C.B.).	FRANÇON	T	Physique (M.P.C.).
LUCAS	T	Recherches physiques.	GLANGEAUD	T	Géographie Physique et Géo- logie dynamique.
A. THOMAS	T	Biologie cellulaire.	GODEMENT	T	Mathématiques (M.P.C.).
ARNULF	T	Optique appliquée.	PISOT	T	Calcul des probabilités.
M. MORAND	T	Physique.	E. ROCH	T	Géologie.
SOLEILLET	T	Physique.	SCHATZMANN	T	Astrophysique.
FORTIER	T	Mécan. expér. des fluides.	TERMIER	T	Paléontologie stratigraphique
DANJON	T	Astronomie.	ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
FROMAGEOT	T	Chimie biologique.	JOLIOT	T	Physique nucléaire et Radio- activité.
LAPORTE	T	Physique générale et Radio- activité.	LENNUIER	T	Physique (P.C.B.).
JANET	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	RIZET	T	Génétique.
PETIT	T	Biologie maritime.	ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.	M ^{me} TONNELAT	T	Théories physiques.
GAILLIEN	T	Embryologie.	DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).
EICHHORN	T	Biologie végétale (P.C.B.).	SOUCHAY	T	Chimie (P.C.E.).
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (P.C.B.).	AIGRAIN	T	Physique (P.C.B.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	BRUSSET	T	Chimie (P.C.B.).
THELLIER	T	Physique du Globe.	M. LÉVY	T	Physique théorique.
L'HÉRITIER	T	Génétique.	LENORMANT	T	Physiologie.
GRIVET	T	Radio-Électricité.	M ^{me} CHAIX	T	Chimie biologique.
PONCIN	T	Mécanique des fluides.	M ^{me} HUREL-PY	T	Biologie végétale (P.C.B.).
DUBREIL	T	Arithmétique et théorie des nombres.	PIAUX	T	Chimie (P.C.B.).
QUELET	T	Chimie organique.	BRUN	T	Mécanique expér. des fluides.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.	I. FEDERER	T	Chimie biologique.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.	M ^{me} DUBREIL	T	Mathématiques.
CUVILLIER	T	Géologie structurale et Géo- logie appliquée.	JACOTIN	T	Mathématiques (E.N.S.).
JUNG	T	Pétrographie.	M ^{me} LELONG	T	Géologie (S.P.C.N.).
TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électronique.	FERRAND	T	Physique (M.P.C.).
			BELLAIR	T	Chimie.
			COTTE	T	Zoologie.
			J. E. DUBOIS	T	Mécanique des fluides.
			LAMOTTE	T	Chimie (P.C.B.).
			LE ROLLAND	T	
			MICHEL	T	

Secrétaire général C. MONIER.

MÉMOIRES

PUBLIÉS PAR LA

SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE FRANCE

1959

PARIS
AU SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ
4, RUE DE L'OBSERVATOIRE, VI^e



Digitized by the Internet Archive
in 2026

MÉMOIRES

Le peuplement végétal des⁹⁷⁹ espaces nus.
(Essais expérimentaux sur la genèse
de divers groupements pionniers)

PAR MARCEL BOURNÉRIAS

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION..	4
II. LES TERRAINS ÉTUDIÉS.	10
A. Généralités	10
B. Analyse physico-chimique des sols.	12
III. MÉTHODES D'ANALYSE FLORISTIQUE	15
A. Relevés sur plan.	15
B. Relevés statistiques en terrain homogène.	16
C. Cas des terrains hétérogènes.	18
a) justification de leur étude.	18
b) limites d'aires et limites édaphiques	19
c) problèmes posés par les superpositions d'aires	21
d) application au terrain F.	24
IV. LES FAITS OBSERVÉS (<i>Étude spéciale des peuplements</i>).	36
A. Terrains du Laboratoire	38
1. parcelle C.	41
2. » A.	60
3. » S.	74
4. » H.	90
5. » J1	101
6. » J2	112
B. Terrains « SNCF ».	121
1. parcelle SNCF-C.	124
2. » SNCF-D.	136
C. Terrains « L ».	148
1. parcelle LC	152
2. » LA	161
D. Terrain F.	168
Liste générale des espèces observées.	199

V. COMPARAISON DES PEUPELEMENTS	202
A. Comparaison des peuplements sur calcaire (C, SNCF-C, LC). . .	204
1. espèces « caractéristiques »	204
2. » « constantes »	205
3. influence du microclimat	209
4. » de la surface d'expérience	210
5. » de l'environnement	210
B. Comparaison des parcelles du Laboratoire	215
C. Comparaison des parcelles « SNCF »	229
D. Comparaison des parcelles LA et LC	238
E. Biologie de quelques espèces	244
1. interprétation des résultats écologiques	244
2. interprétation des résultats concernant la compétition entre espèces	246
F. Comparaison quantitative des peuplements	247
1. nombre total d'espèces	247
2. espèces nouvelles	251
3. répartition quantitative des divers types biologiques . . .	252
4. coefficients de communauté	257
5. conclusions tirées des comparaisons quantitatives	259
VI. ESSAIS D'INTRODUCTIONS	261
A. Plantations de quelques espèces	262
B. Semis	265
VII. CONCLUSIONS	275
A. Les faits observés	275
B. Esquisse d'une hypothèse sur la genèse, la propagation et le maintien des groupements végétaux	281
1. conditions des migrations floristiques actuelles	284
2. conditions des migrations floristiques passées	286
3. les obstacles aux migrations	287
4. signification d'une plante à localisation étroite dans une association « primitive »	288
5. signification écologique des stations relictuelles	289
6. interprétation des disjonctions aréales portant sur un groupe d'espèces	291
BIBLIOGRAPHIE	293

I. — INTRODUCTION

P. Allorge, 1922, introduit pour la première fois en France dans la définition floristique de l'association végétale l'idée que celle-ci « représente un stade plus ou moins stable, et de durée plus ou moins longue, dans une série, progressive ou régressive, d'associations ». Parmi les trois types de successions définies par H.-Ch. Cowles, 1911, il en étudie spécialement deux :

a) Les « successions topographiques », déterminées par « des modifications relativement rapides dans le modelé de la surface terrestre (érosion, inondations, sédimentation, etc...) ». Le type en est le peuplement progressif des vases et graviers fluviaux sur les rivages et les îles de la Seine, depuis les groupements initiaux d'Algues et de Muscinées jusqu'à la Saussaie, en passant par le *Bidentetum*. Ces peuplements sont sans cesse remaniés par les variations de niveau du fleuve.

b) Les « successions biotiques », provoquées par l'homme, les animaux et les végétaux. Allorge en cite de nombreux exemples : évolution des friches sur sols calcaires ou siliceux, des mares à Sphaignes, de la lande acidiphile à *Ulex nanus*.

Ce même auteur insiste sur « l'intérêt que présente l'étude minutieuse des terrains abandonnés » et écrit que « le peuplement végétal des sols nouveaux est particulièrement instructif pour l'étude dynamique des groupements, qu'il s'agisse d'aires naturellement nues... ou artificiellement dénudées » car « les phases successives du peuplement... y sont généralement bien nettes, et le développement des associations qui s'installent sur ces aires se laisse décomposer facilement ».

L'obstacle majeur qui s'oppose à l'étude suivie de ces aires dénudées est la durée très longue des observations nécessaires. Aussi Allorge, et d'autres auteurs avant et après lui (J. Laurent, 1921...) ont-ils utilisé la *méthode comparative*, qui permet de reconstituer des successions de végétation « en comparant... tous les termes d'une série... dans des localités différentes mais répondant à des conditions générales similaires ». Cette méthode, souvent utilisée, sera discutée plus loin. Mais voyons auparavant quels résultats généraux elle a permis d'obtenir.

Laurent, 1921 (p. 284 et suiv.) observe dans des friches calcaires sèches de Champagne pouilleuse la raréfaction progressive des annuelles et bisannuelles, qui passent de 44,4 % la première année à 14,3 % au bout de 4 ans et à 8,3 % en 20 ans. Une espèce suffrutescente existe seule dans les friches d'un an : *Rubus cæsius*. Dans celles de 4 ans, il s'ajoute un arbrisseau : *Cornus sanguinea*. Les friches de 20 ans présentent 8 végétaux ligneux : (3 sous-arbrisseaux et arbustes, 5 arbres).

Allorge, 1922, étudie le peuplement des parties horizontales et plus ou moins dénudées des corniches rocheuses, ainsi que celui des friches calcaires à Molènes et *Carduus nutans*. Dans le premier cas, considéré comme un stade transitoire, précédant la pelouse sèche à *Festuca duriuscula* et *Sesleria cærulea*, la proportion de thérophytes est assez élevée : elle est très forte (surtout si l'on ajoute les bisannuelles) dans les friches qui précèdent l'établissement des peuplements mésoxérophiles à *Bromus erectus*.

Lemée, 1937, décrit sommairement les stades initiaux des pelouses xérophiles siliceuses et calcaires et y note la proportion élevée d'annuelles.

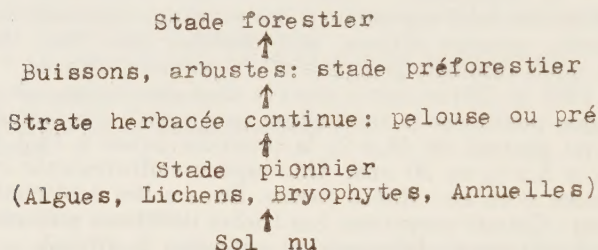
P. Jovet, 1937, étudie la flore des champs du Valois après abandon des cultures. Il observe sur calcaire de St-Ouen, au bout de 6 mois, 65 % d'annuelles et bisannuelles, 64,5 % au bout d'un an (avec progression des bisannuelles et régression correspondante des thérophytes), enfin de 40,5 à 21 % dans les vieilles friches. Il note d'autre part que les annuelles disparaissent très rapidement sur terrain un peu compact, « argilo-ou calcaro-sableux » ; au bout de deux ans, dans ces conditions, il reste « rarement plus de 5 espèces de thérophytes ».

Dans une importante étude, spécialement consacrée au peuplement végétal des terres incultes (crayeuses) en Picardie, L. Guyot, 1942, observe dans la végétation adventice des cultures 65 % de thérophytes et 9 % de bisannuelles, soit 74 % en tout. L'année de « jachère » qui suit la cessation de la culture est marquée par le net recul des annuelles (47 %) et une progression des bisannuelles (12 %), soit 59 % de plantes non vivaces. Celles-ci reculent de nouveau dans la population des friches et disparaissent à peu près complètement dans la pelouse herbue constituée, où apparaît seulement un arbuste (*Juniperus*) ; ce n'est que plus tard que d'autres végétaux ligneux s'introduisent dans le peuplement.

J'ai noté dans une monographie locale, en forêt de Beine (M. B., 1949), le peuplement progressif des fonds plats de carrières calcaires abandonnées. Il existe 62,5 % de monocarpiques la première année, 30 % en moyenne l'année suivante, et de moins en moins dans les peuplements plus anciens.

P. Jovet, 1949, étudie (p. 241) l'évolution des *Chenopodieta* sur résidus de sucreries et leur transformation en groupements herbacés puis arborés ; parmi les espèces qu'il cite, il y a 72 % d'annuelles et bisannuelles dans les premiers stades du peuplement, ensuite 60 %, enfin 24 % seulement après 12 ans. A ce moment sont apparues trois espèces arborescentes. Le même auteur donne de nombreux relevés de stades initiaux dans la végétation de chemins, ballasts... renfermant une forte proportion de thérophytes.

Je pourrais citer d'autres exemples, pris dans des territoires plus éloignés : tous les auteurs s'accordent à définir une évolution spontanée, progressive, du sol nu à la forêt, passant par les stades suivants :



On notera cependant que cette évolution a été en général observée dans des conditions assez uniformes : ces faits semblent surtout valables pour les séries évolutives débutant par des friches sur sol sec (séries *xérarches* ou *xérosères*). Et, même dans ce cas, il subsiste un certain nombre de points mal connus ou controversés au sujet des processus de reconstitution du tapis végétal sur des espaces nus. La méthode comparative n'est pas exempte de tout reproche et les faits observés ne peuvent pas toujours s'interpréter conformément au schéma donné ci-dessus.

On a souvent souligné que la méthode comparative n'est applicable qu'au prix d'une simplification parfois excessive des faits. On place dans une même série évolutive des relevés en provenance de terrains différents, dont l'identité édaphique n'est pas absolument prouvée. Laurent, 1921, lève cette objection en comparant des parcelles juxtaposées et sur la même formation géologique ; mais les circonstances ne sont pas toujours aussi favorables et, même dans ce cas, il peut subsister des différences insoupçonnées.

C'est encore Laurent (1921, p. 289), qui remarque l'influence considérable des hasards de l'ensemencement primitif sur la composition floristique de la friche récente. Il observe que cet ensemencement initial dépend en particulier de la nature et de la date de la façon culturale qui a dénudé le sol. Est-on certain que les différences floristiques constatées entre des populations plus évoluées, qu'elles soient ou non d'âge différent, ne tiennent pas à des faits de même ordre ? (1)

1. Nous verrons qu'il faut prendre au sens le plus strict la remarque de KUHNHOLTZ-LORDAT, 1952, b : « des relevés floristiques ne peuvent être comparés avec fruit que si les parcelles examinées ont un passé comparable » (p. 160).

On explique d'ordinaire l'apparition et surtout le maintien de groupements d'espèces spéciales à une station définie par une action sélective des conditions écologiques de cette station. La notion même d'association végétale implique cette idée de sélection par le milieu, et surtout par le sol. Il serait intéressant de constater comment et à quel moment s'opère cette sélection. Pour cela, il faudrait qu'apparaissent au début des espèces à écologie très diverse, dont certaines se maintiendraient, tandis que les autres seraient éliminées. Mais, presque toujours, les séries évolutives sont suivies sur des substrats sensiblement de même nature que les terrains voisins, qui en diffèrent simplement par leur végétation plus évoluée. Il est rare d'y observer vraiment l'action sélectrice du sol.

Si on détruit complètement un groupement herbacé très riche en espèces particulières, une pelouse calcicole xérophile par exemple, on constate souvent que ce groupement ne se reconstitue pas. C'est tout au moins le cas sur les falaises crayeuses de la Seine au NW de Paris (Allorge, 1922), et en Champagne, où Laurent, 1921, remarque l'absence de nombreuses espèces, parmi les plus caractéristiques, sur les friches « non primitives ». Pourtant, ces espèces sont assez souvent fertiles : elles se reproduisent au sein des pelouses « primitives ». D'ailleurs, d'autres auteurs signalent la possibilité de reconstitution intégrale de telles pelouses. Le fait est prouvé dans le Tonnerrois (P. Chouard, 1927) et dans la vallée de la Meuse (partie française) où Durin, Mullenders et Van den Berghen, 1955, constatent, par la comparaison de très nombreux relevés que « l'homogénéité floristique des pelouses paraît indépendante de leur âge et de leur origine ».

Cette contradiction relevée dans les travaux d'excellents observateurs selon les régions étudiées n'est pas la seule. La succession schématisée plus haut, allant du stade pionnier à thérophytes à la forêt, en passant par le stade de la pelouse continue où dominent les herbacées vivaces, n'est pas toujours réalisée, même dans les xérosères. Souvent des plantes vivaces, et en particulier des arbres, peuvent être observés d'emblée dans les peuplements pionniers de cultures abandonnées (Jovet, 1944, Hamel et Dansereau, 1949, p. 26), de décombres et ruines (Froment, 1946-47, etc.), de pierriers nus (Allorge, 1922), de fonds de carrières calcaires (M. B., 1949), etc...

Sans prétendre aborder, et encore moins résoudre, tous ces problèmes, il semble donc que les processus de genèse ou de reconstitution des groupements végétaux puissent être encore étudiés avec profit, ainsi que me l'a suggéré M. R. Combes.

Pour être certain de la permanence des facteurs édaphiques, le mieux est encore de suivre l'évolution des mêmes parcelles pendant plusieurs années. Pour saisir l'influence des hasards de l'ensemencement, il faut disposer de terrains rigoureusement identiques, mais d'environnement différent : c'est ce qui a été tenté. Pour essayer enfin de saisir l'action sélectrice du sol, j'ai placé côte à côte des terrains de nature très différente au sein d'une végétation aussi variée que possible : on peut espérer en principe que ces parcelles, situées en un même lieu, recevront les mêmes semences, issues de plantes dont l'écologie n'est pas forcément conforme à celle des parcelles étudiées. Un examen attentif permettra ainsi de saisir le moment où certaines plantes sont éliminées sous l'influence de conditions défavorables, et comment se fait cette sélection.

Signalons enfin que d'autres essais (introduction de certaines espèces...) ont été reconnus nécessaires après les premières observations.

Ce travail a été effectué au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau (Seine-et-Marne), dépendance du Laboratoire de Physiologie végétale de la Sorbonne (Faculté des Sciences, Paris). Toutes précisions sur les terrains étudiés sont données au chapitre suivant et sur la figure 1. Ces parcelles étaient situées dans l'enceinte même du Laboratoire de Fontainebleau, et dans la forêt voisine.

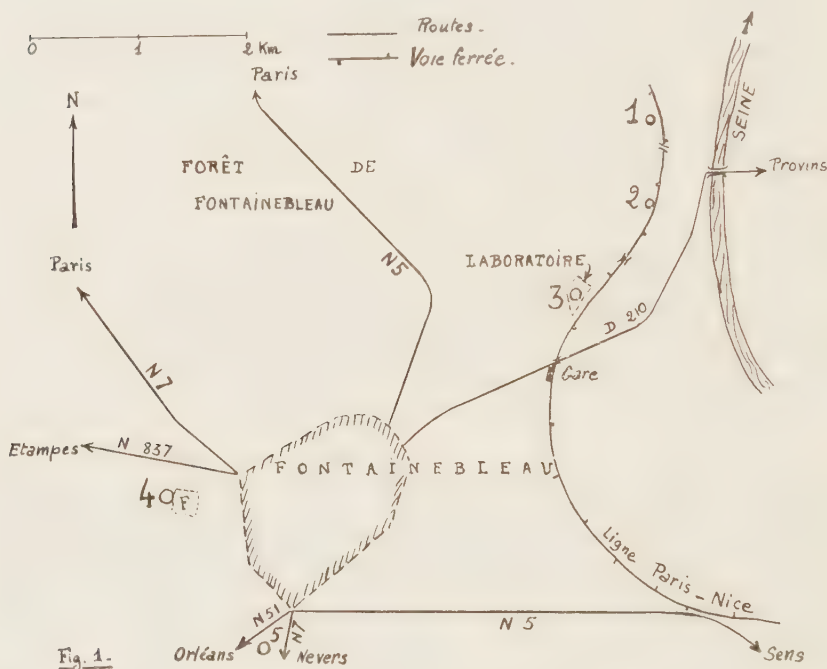


FIG. 1. — Position des terrains étudiés. 1 : LA et LC ; 2 : SNCF-C et D ; 3 : parcelles du Laboratoire de Biologie végétale ; 4 : terrain proche de la Faisanderie (F) ; 5 : parcelles du Polygone abandonnées par suite de leur destruction.

Il m'est particulièrement agréable de remercier ici toutes les personnes dont l'aide efficace m'a permis de mener à bien ce travail, et en particulier :

Mes Maîtres de l'École Normale Supérieure de Saint-Cloud, les professeurs R. Combes et R. Ulrich. M. Combes a conseillé et suivi ces recherches avec une constante bienveillance. Il m'a permis d'obtenir les plus grandes facilités matérielles. M. Ulrich, qui guidait si attentivement à Saint-Cloud nos premiers pas de biologistes sur le terrain et au Laboratoire, n'a cessé ensuite de me conseiller amicalement. Il m'a révélé l'intérêt de l'étude des relations entre les plantes et le milieu. Il m'a suggéré une expérience décisive (cf. chap. VI).

M. le Professeur P. Chouard ne pouvait manquer de s'intéresser à ce travail : il est probablement le premier à avoir mené à bien des essais de phytosociologie expérimentale. Malgré ses propres recherches et ses lourdes responsabilités, il a bien voulu m'aider de ses conseils et ne m'a pas ménagé ses encouragements.

M. le Professeur R. Chaminade m'a très aimablement reçu dans son Laboratoire de l'École d'Horticulture de Versailles. J'ai pu ainsi, dans d'excellentes

conditions, m'initier à l'analyse des sols. Certaines recherches délicates ont d'ailleurs été effectuées par Mlle Demortain, assistante de M. Chaminade.

La Commission des Thèses de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris, qui m'a permis d'obtenir la subvention indispensable à la publication de ce travail.

J'ai reçu également des conseils et des travaux des professeurs P. Dansereau (Montréal), L. Guyot (École nationale d'Agriculture de Grignon), et Dr W. Ludi (Zurich) qui se sont spécialement occupés de l'évolution des peuplements herbacés, ainsi que du Dr J. Braun-Blanquet et des professeurs P. Guinier, H. Humbert (Muséum, Paris), Mme Koffler (Grenoble), G. Kuhnholz-Lordat (Montpellier, Paris) et R. Molinier (Marseille).

Je n'aurais certainement pu mener à bien la partie statistique de ce travail sans l'aide de M. P.-L. Hennequin, chef de Travaux à la Sorbonne (Institut Henri-Poincaré), qui s'est vivement intéressé aux problèmes posés par mes « terrains hétérogènes ».

A Fontainebleau, M. C. Jacquot m'a aidé dans la recherche de terrains favorables en forêt, et m'a fourni d'intéressants renseignements sur la biologie des arbres apparus sur les parcelles étudiées. P. Doignon m'a fait profiter de sa profonde connaissance de la Forêt de Fontainebleau.

Les discussions et les sorties avec mes amis botanistes ont été souvent l'occasion de fructueux échanges d'idées : je dois beaucoup à L. Durin, R. Gaume, R. Virot et surtout C. Guinet et P. Jovet. Ce dernier m'a souvent montré ce qui reste obscur et controversé dans nos connaissances concernant la biogéographie du Bassin parisien. En l'écoutant, on apprend à observer et à tenir compte de tous les faits, en se gardant de rejeter ceux qui ne s'intègrent pas dans le cadre commode, mais schématique, des idées admises.

M. C. Guinet me montrait souvent, dans son magnifique Jardin alpin du Muséum, le comportement inattendu de certaines espèces. Ainsi, des plantes relictuelles dans leurs lointaines stations naturelles se montrent envahissantes à Paris. D'autres n'y vivent bien que dans des conditions édaphiques différentes de celles de leurs stations spontanées : tel le rarissime *Lithospermum oleæfolium* des rochers calcaires, localisé en un point de la Catalogne espagnole, et vivant parfaitement à Paris, mais sur silice... Ces faits irritants, dont alors je ne voyais ni l'explication ni d'ailleurs l'importance, ont contribué de façon inattendue à m'aider dans l'interprétation de mes résultats, comme je tenterai de le montrer dans les dernières pages de cette étude. C'est aussi M. Guinet qui m'a fourni les semences grâce auxquelles j'ai pu vérifier directement les conclusions tirées de l'étude de mes terrains, concernant l'efficacité de la dispersion des végétaux.

Je ne puis oublier le dévouement de M. et Mme Collenot qui, au Laboratoire de Fontainebleau, me réconfortaient quand je rentrais transi de longues observations hivernales ! M. Collenot et ses aides m'ont assisté dans le pénible labeur de décapage et de mise en place des surfaces étudiées.

La vigilante tendresse de ma femme m'a seule permis d'achever ce travail ; elle m'a particulièrement aidé dans l'ingrate besogne de la rédaction. Mon beau-père, M. Delahaye, a effectué un certain nombre de fastidieux mais indispensables calculs statistiques, dont quelques-uns seulement apparaîtront ici ; grâce à lui également, j'ai pu pratiquer de nombreuses analyses au Laboratoire du Collège de Chauny (Aisne).

Que tous veuillent bien trouver ici l'expression de ma gratitude. Il est malheureusement une personne que je ne pourrai remercier, c'est Mlle Marie-Thérèse Gertrude. Les étudiants de Physiologie végétale, et tous les chercheurs qui ont travaillé au Laboratoire de Fontainebleau, ont douloureusement ressenti sa disparition.

II. — LES TERRAINS ÉTUDIÉS

A. — Généralités.

Ces terrains, dont la situation géographique est donnée par la figure 1, diffèrent par les caractères suivants :

1. — *Différences tenant à la nature de leur sol.* On distingue à ce sujet :

A. *Des terrains sur sol naturel*, non modifié, simplement décapés superficiellement. Ce décapage a éliminé en général toute végétation préexistante, sauf dans certains cas indiqués plus loin. Ce sont :

a) Des parcelles délimitées dans le jardin du laboratoire (n° 3 sur le plan, fig. 1). Situés sur un sol silico-calcaire (éboulis de basses plaines) et un peu humifère, surmontant les sables stampiens, ces terrains reçoivent l'insolation maximum. En 1948, ils étaient plantés en Pommes de terre, après plusieurs années de cultures sarclées, florales et maraîchères. Labourés au printemps 1949, ils furent ensuite laissés en jachère ; c'est à ce moment que fut délimité le premier terrain : J1.

Afin de pouvoir observer une influence éventuelle de la saison du décapage, un second terrain, J2, au N du premier et identique, fut de nouveau complètement dénudé fin octobre 1949.

b) Des parcelles situées dans la forêt, mais placées de façon à être aussi très fortement ensoleillées. La situation et les circonstances du décapage de ces terrains seront indiquées plus loin. Il existe donc :

— Le terrain F, près de la Faisanderie (n° 4, fig. 1) au sein d'un pré-bois de Chêne pubescent très clair et très altéré, décapé en juillet, puis en novembre 1949.

— Le terrain SNCF, près de la voie ferrée au S du pont de Bourgogne, à 2 km de la gare de Fontainebleau (n° 2, fig. 1), décapé en juin 1950 (1), dans une pelouse calcaire avec taches de décalcification.

— Le terrain L, dans une lande à Callune, *Erica* et *Molinia*, au NW du pont de Bourgogne (n° 1, fig. 1), décapé à la même date (1).

B. *Des terrains sur le sol entièrement artificiel :*

a) Au laboratoire, après creusement de fosses de 60-70 cm de profondeur au voisinage des parcelles J1 et J2, des surfaces artificielles ont été constituées en automne 1949 par l'apport de « roches » (au sens géologique du terme) ; des planches placées à leur limite avaient essentiellement pour but d'empêcher le mélange avec le sol naturel voisin sous l'effet du ruissellement. Ce sont : (cf. fig. 11, p. 47).

— La parcelle S, à côté de J1, formée de *sable de Fontainebleau* un peu ferrugineux, prélevé en profondeur dans une petite sablière proche du laboratoire et enclavée dans la forêt (aucune espèce du *Corynephorum* à proximité).

— La parcelle C, à côté de J2 et au N de S, formée de gravier grossier de *calcaire de Brie*, provenant d'une assez grande carrière située au-dessus

1. D'autres terrains (n° 5, fig. 1) au sein du *Corynephorum* et de l'association à *Veronica spicata* et *Silene Otites* avaient aussi été dénudés en novembre 1949 et étudiés ensuite. Ils furent complètement bouleversés à la suite de manœuvres de chars, d'où la nécessité d'en établir de nouveaux en 1950.

du domaine de Bel-Ebat, à Avon, également enclavée dans la forêt dense (aucune plante de la pelouse calcaire à *Festuca duriuscula* ; nombreuses espèces de friches calcaires : *Plantago*, *Cirsium*, *Verbascum*, et de décombres ombragés : *Geranium Robertianum*, très abondant, en particulier).

— La parcelle A, au N de C, formée de *marne verte*, très compacte et calcaire, prélevée dans un puits en cours de creusement, vers 12 m de profondeur.

— La parcelle H, acide et humifère, à côté de A et au N de J2, provient du fond desséché d'une mare de platière à Sphaignes du plateau de la Haute-Borne ; la végétation, très particulière, du voisinage, a été étudiée par ailleurs (M. B., 1951, Virot, 1951) ; en raison de sa nature spéciale, cette parcelle a été complètement isolée par un bac à parois formées de plaques de ciment neutre.

b) En forêt, une partie des emplacements décapés définis plus haut ont reçu une couverture de *calcaire de Brie*, identique à celui du terrain artificiel C, formant ainsi les parcelles SNCF-C et LC.

Les différences édaphiques entre ces terrains seront définies plus loin ; elles entraînent d'ailleurs des écarts de microclimat qui ont pu être partiellement précisés, en particulier pour les températures (v. fig. 40 et 49).

2. — *Différences tenant à la situation.* Si tous ces terrains sont très secs et fortement éclairés, ils ne sont pas entourés de la même végétation ; les parcelles suivantes sont, à cet égard, dans la même situation :

- tous les terrains du laboratoire : J1, J2, S, C, A, H ;
- les deux parcelles SNCF ;
- les deux parcelles L ;
- enfin, la parcelle F est tout à fait isolée.

Chacun de ces groupes a donc un environnement particulier, qui sera précisé au cours de l'étude spéciale des peuplements.

3. — *Différences tenant au contingent initial de végétaux en place.* Ce contingent peut être très important pour les terrains « naturels », sous forme surtout de semences, mais aussi d'organes souterrains profonds impossibles à extirper ; il en est de même pour le terrain H. Les autres terrains artificiels ne devraient, en principe, contenir initialement aucun végétal ; on ne peut cependant exclure que des semences aient été transportées avec les roches constituant les parcelles S, C, LC et SNCF-C ; dans ce dernier cas, le stock initial de graines est certainement faible.

4. — *Différences tenant à la surface.* Celle-ci a été déterminée en grande partie par des raisons extra-scientifiques. C'est ainsi que pour les terrains F, L et SNCF, j'ai dû, bien qu'étant en partie aidé, me limiter à des aires de l'ordre de 100 m², en raison surtout de la ténacité de la végétation à détruire, et aussi à cause de la nécessité d'éliminer la plus grande partie possible des organes souterrains préexistants. Pour les terrains artificiels, il fallut naturellement limiter les volumes à extraire et à transporter ; j'ai d'autre part donné à ces dernières parcelles, au laboratoire, une forme rectangulaire pour permettre des observations sans avoir à y pénétrer. Il résulte de cela que les aires étudiées sont environ de :

- 90 m² pour F ;
- 100 m² pour L, dont il subsistait 84 m² (LA) après épandage de calcaire sur 16 m² (LC) ;

— 40 m² pour chacun des terrains SNCF ;

— 3 m² pour chaque terrain du laboratoire : J1, J2, S, C, A, H.

Ces terrains, et en particulier les derniers, ont une surface qui peut paraître faible, insuffisante même. Ce point sera discuté ultérieurement : Chap. V — A — paragr. 4.

B. — Analyse physico-chimique des sols.

I. Prélèvements.

1. Terrains du laboratoire :

Les terrains artificiels (S, C, A, H) et les parcelles J1 et J2 peuvent être considérés, au début du peuplement, comme sensiblement homogènes. Un échantillon moyen de chaque parcelle a été prélevé en vue de l'analyse avant toute installation de végétation.

Il aurait été intéressant de suivre les variations de composition chimique du sol avec l'âge du peuplement. Je n'ai pu le faire, car les prélèvements du sol, même minimes, risquaient d'introduire des perturbations dans le peuplement et, d'autre part, les nouvelles espèces étant au début localisées généralement en un point, ces prélèvements risquaient de détruire éventuellement des espèces, peut-être importantes dans l'évolution ultérieure. J'ai cependant tenté quelques essais, portant sur des quantités de sol aussi petites que possible. Les seules variations sensibles dans la composition ont porté sur l'azote (cf. tableau 2).

2. Sols forestiers et de landes (F, SNCF, L) :

Ils se sont révélés très hétérogènes et il m'est apparu que l'analyse d'un échantillon moyen pour chaque parcelle n'aurait eu aucune signification. J'ai donc effectué des prélèvements, en général vers 5 cm de profondeur, tous les mètres carrés, et j'ai porté les résultats des analyses sur des plans, en admettant que la variation de chaque facteur était constante entre deux points voisins (cf. fig. 2 et 3). Pour des raisons faciles à comprendre, il n'a été possible, dans les cas des terrains « naturels », que de doser les carbonates et de repérer le pH.

Nous admettrons, avec beaucoup de vraisemblance, que la composition du calcaire rapporté sur les parcelles SNCF et LC est la même que celle du terrain artificiel « C », le calcaire employé étant rigoureusement le même dans les trois cas.

II. Techniques d'analyse.

Je n'entrerai pas dans le détail de ces techniques, qui sont classiques, et dont beaucoup se trouvent dans l'ouvrage de Demolon, 1948. La plupart sont pratiquées à l'École nationale d'Horticulture de Versailles, au laboratoire du professeur Chaminade, où j'ai pu m'initier à leur emploi.

Les essais portent sur le sol passé au tamis à trous ronds de 2 mm, après séchage à l'air et séparation des agrégats au pilon. Le refus (pierres et graviers grossiers) n'était important que dans un cas (terrain C : 37 % ; autres terrains : 0,5 à 1 %). L'analyse proprement dite commence ensuite.

L'analyse mécanique a été faite par la méthode-pipette de G.-W. Robinson (1922-28). Les autres analyses ont porté sur l'azote total, l'acide phosphorique (méthode de Lorenz), le calcium, le magnésium (méthode de Lorenz), le potassium (dosages exécutés par Mlle Demortain au laboratoire de M. Chaminade), la matière organique, la calcimétrie, le pH (échelles de Gillespie, 1920).

III. Résultats.

Pour les terres du laboratoire, ils sont donnés par le tableau suivant (tableau 1).

Terrains :	C	A	H	S	J1	J2
Eau	1,0	4,4	3,3	0,4	0,7	0,7
Argile	13,6	47,9	5,1	3,0	4,1	3,8
Limon	12,0	28,4	8,9	3,0	7,6	6,8
Sable	73,4	19,4	58,2	93,3	83,9	85,0
M. organique	0	0	24,5	0,1	3,7	3,8
Azote total	0,038	0,030	0,760	0,017	0,115	0,084
Carbonates	89,1	27,0	0	0	2,0	4,2
CaO totale	48,9	15,00	0,15	0,0	1,35	2,49
MgO "	0,025	0,210	0,010	0,010	0,028	0,038
P ₂ O ₅ "	0,035	0,030	0,037	0,011	0,033	0,069
K ₂ O "	0,064	0,162	0,013	0,014	0,027	0,066
pH	8,40	8,50	5,25	5,25	7,60	7,5

On remarquera que les teneurs en éléments minéraux sont en général faibles (même pour les sols de jardin), à l'exception des teneurs en magnésie et en potasse du sol argileux. Le sol S (sables de Fontainebleau) est particulièrement pauvre en éléments nutritifs.

Quelques prélèvements pendant l'hiver 1952-53, pratiqués avec précaution, ont montré une variation faible et souvent négligeable des éléments nutritifs, à l'exception de la teneur en azote. Celle-ci avait en général diminué en profondeur (5-8 cm), alors qu'un enrichissement marqué s'observait sur la pellicule superficielle (0-1 cm). Les variations les plus significatives sont données par le tableau 2. L'enrichissement en surface est dû certainement à l'accumulation d'une mince pellicule de matière organique formée de débris végétaux en décomposition.

	fin 1949	fin 1952	
		profondeur	surface
Terrain C	0,038	0,025	0,086
Terrain S	0,017	0,016	0,022

La répartition des pH et des teneurs en carbonates à la surface du terrain forestier F est donnée par les fig. 2 et 3. C'est le plus hétérogène ; LA et SNCF-D, absolument décalcifiés en surface, présentaient les pH suivants (prélèvements effectués à 1 m les uns des autres et à 5 cm de profondeur) :

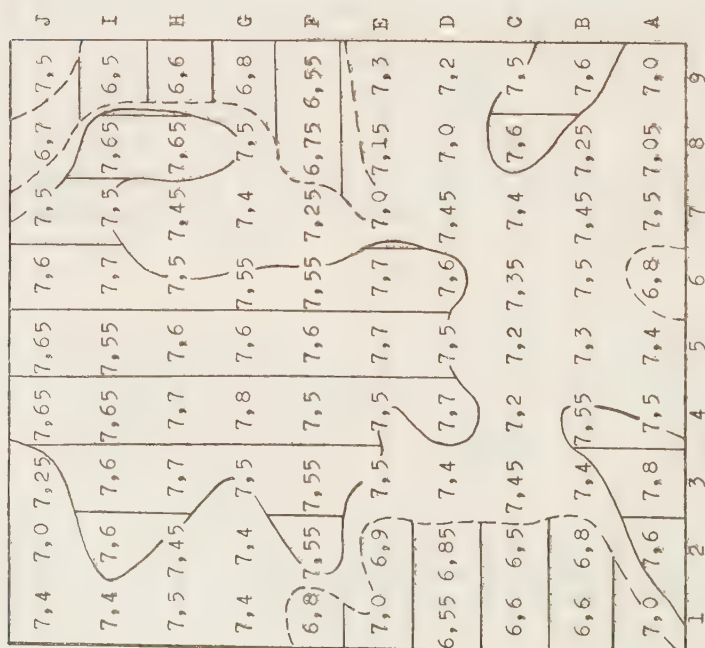


FIG. 2- pH dans le terrain F, à 5 cm de profond. au centre de chaque carré, à 0,05 unités pH près. Hachures verticales: $\text{pH} \geq 7,5$; horizontales: $\text{pH} \leq 7,0$

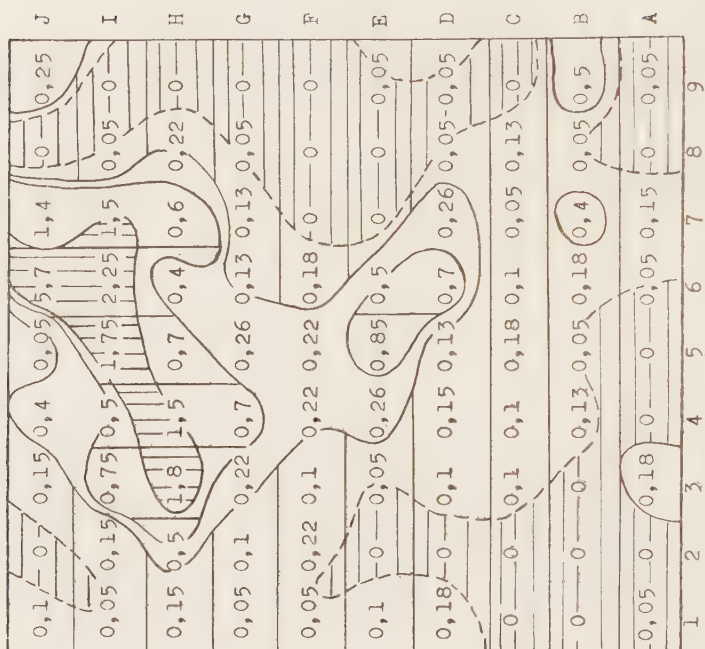


FIG. 3- Calcimétrie (%) dans le terrain F, sur sol passé au tamis 2 mm, à 5 cm de profond., au centre de chaque carré. Hachures verticales serrées: plus de 1,5 %, larges: 0,5-1,5 %, horizontales larges: 0,2-0,1 %; serrées: 0,05-0 %.

SNCF-D :

pH 5,0	en 1 point	pH 6,3 en 1 point
5,1-5,15	en 4 points	6,7 « 1 «
5,2-5,25	« 6 «	6,8 « 1 «
5,3-5,35	« 17 «	7,2 « 1 «
5,4	« 2 «	7,3 « 1 «
6,15-6,2	« 4 «	7,4 « 1 «

LA :

pH 4,1	en 1 point	pH 5,2-5,25 en 3 points
4,3	« 1 «	5,3 « 4 «
4,4	« 3 points	5,4 « 2 «
4,5	« 5 «	5,5-5,55 « 2 «
4,6	« 5 «	5,65 « 1 point
4,7	« 11 «	5,7 « 1 «
4,8	« 12 «	
4,9	« 8 «	7,0 « 1 «
5,0	« 10 «	7,2 « 1 «
5,1	« 8 «	7,3 « 1 «

III. — MÉTHODES D'ANALYSE FLORISTIQUE

L'idée primitive qui a présidé à ce travail était, comme je l'ai indiqué par ailleurs, la recherche du stade où certaines espèces ayant évolué depuis leur germination seraient éliminées par les conditions édaphiques incompatibles avec leurs exigences écologiques. Aussi était-il nécessaire de ne rien laisser échapper, même les plus minimes germinations. La méthode utilisée d'abord a été le *relevé sur plan*. Ce procédé s'est révélé, au bout d'un an, d'application de plus en plus difficile, mais a permis tout de même de mettre en lumière certains faits (cf. p. 19, 41, 43, 47, etc.).

Cette méthode initiale a donc été adaptée et modifiée progressivement, de façon à obtenir des résultats toujours comparables entre eux. Des *relevés statistiques* ont complété les données fournies par la méthode précédente.

A. — Relevé sur plan.

a) Numération.

1° Terrains « artificiels » et terrains du jardin (enceinte du Laboratoire).

Un plan à l'échelle de 0,05 a été établi pour chaque terrain. Ceux-ci étaient divisés par des lignes-repères permanentes, qui, pour des raisons de commodité, formaient des rectangles égaux de 2×4 dm environ (ces surfaces ont été ensuite utilisées comme unités statistiques).

Chaque germination nouvelle était déterminée (1), autant que possible, dès son apparition, et notée sur le plan grâce à un signe conventionnel. Quand la

1. Nomenclature pour les plantes vasculaires : FOURNIER, 1946. Les Bryophytes citées sont nommées d'après BROTHÉRUS, 1924-25 et BUCH, EVANS et VERDOORN, 1937. Ces derniers végétaux ne sont pas étudiés complètement ici, mais ils ont été récoltés chaque année et feront l'objet d'une publication particulière.

détermination immédiate s'est révélée impossible, j'ai attribué un signe conventionnel arbitraire à toutes les plantules identiques ; chaque fois qu'un doute subsistait quant à l'identité de deux jeunes plantes, des signes différents leur étaient attribués. En prévision des destructions totales possibles, les mêmes plantules ont été repérées dans des stations naturelles voisines.

C'est ainsi que, dans les premiers stades des peuplements, j'ai pu déterminer, par exemple :

— le nombre d'individus et la proportion des pertes subies, en fonction des caractères particuliers du sol (cf. parcelle C) ;

— le pouvoir de multiplication et de dissémination, en comparant la position des porte-semences et de leurs descendants probables (cf. fig. 11, p. 47).

2° Terrains naturels, en forêt.

Sur l'ensemble des surfaces, des méthodes statistiques étaient évidemment seules applicables. Cependant, sur F, j'ai voulu effectuer des numérations dans les mêmes conditions que sur les terrains artificiels, pour obtenir des résultats directement comparables. Cinq carrés de 1×1 m ont donc été délimités la première année ; ils ont été placés de telle sorte que toutes les espèces de fréquence élevée, et la plupart des autres, s'y trouvaient réunies.

La même opération avait été réalisée sur les terrains dénudés au Polygone. A la suite de leur abandon forcé, les résultats obtenus par numération sur les terrains naturels ne m'ont pas incité à en effectuer d'autres sur les terrains décapés en 1950 : SNCF et L.

b) Dominance et sociabilité.

Des zones de dominance plus ou moins absolue sont apparues rapidement. A partir du moment où tous les individus de chaque espèce ont cessé d'être représentés sur les plans, j'y ai noté, pour chaque espèce, les limites des « taches » qu'elle formait.

B. — Relevés statistiques en terrain homogène

a) Fréquence.

Pour tous les terrains du Laboratoire, la fréquence est calculée d'après le nombre de surfaces-unités de 8 dm^2 , définies ci-dessus, où chaque espèce se trouve *enracinée* (1). Dans les terrains naturels, l'unité utilisée est le m^2 . Il a été parfois nécessaire de distinguer la fréquence de la plante fleurie et celle de la plante à l'état végétatif. La progression ou la régression des diverses espèces dans chaque terrain a été appréciée grâce aux variations de fréquence, mais aussi d'abondance-dominance.

b) Abondance-dominance et sociabilité.

Dans des peuplements végétaux en voie de constitution, ces valeurs se montrent très variables, pour une espèce donnée, sur le même terrain. Par exemple, en 1952, sur le terrain S, le *Cerastium semidecandrum* formait des colonies denses, recouvrant de 50 à 75 % du sol à certains endroits. Quelques décimètres plus loin, il n'en existait que des individus isolés ou par petits groupes. Aussi, les notations de Braun-Blanquet, 1932, devenues classiques, n'ont-elles été utilisées que dans la mesure du possible, telles qu'elles sont employées par Duchaufour (1948, p. 22) :

1. Une seule exception : voir *Prunus avium* dans le terrain H, p. 94 et 95.

Abondance-dominance.

- 5 : Surface recouverte plus de 75 %.
- 4 : Surface recouverte 50 à 75 %.
- 3 : Surface recouverte 25 à 50 %.
- 2 : Surface recouverte inférieure à 25 %.
- 1 : Surface recouverte faible, mais plante abondante.
- + : Plante disséminée.

Sociabilité.

- 5 : En peuplements serrés et continus.
- 4 : En larges taches.
- 3 : En grosses touffes ou taches discontinues.
- 2 : Petites touffes à tiges confluentes.
- 1 : Pieds isolés.

L'absence de notation (ou une simple croix) indique une plante très disséminée.

c) Spectre biologique.

La notion de type biologique n'est pas à l'abri de toute critique, au moins si nous gardons la classification de Raunkiaer, 1907. On n'est plus très sûr que chaque forme soit bien une adaptation particulière à un climat déterminé (1). D'autre part, bien que les types essentiels aient été subdivisés, il reste des espèces difficiles à classer ; la notion d'annuelle, en particulier, a dû être précisée à la lumière de la physiologie du développement (Chouard, 1951 a).

Cependant, la plupart des auteurs depuis Braun-Blanquet, 1915 ont utilisé ces mêmes principes de classification pour comparer le spectre biologique des groupements végétaux et pour suivre leur évolution. J'ai donc été amené à conserver le même mode de calcul du spectre, afin de rendre possible la confrontation de mes observations avec les travaux antérieurs. En outre, l'évolution du spectre biologique est plus facile à interpréter en gardant un faible nombre de types classiques.

Il m'est apparu nécessaire, toutefois, d'apporter au mode de calcul habituel les changements suivants :

1^o J'ai réuni dans la même catégorie, pour le calcul du spectre biologique, toutes les monocarpiques, c'est-à-dire les annuelles, les bisannuelles, et même certaines espèces d'ordinaire vivaces mais qui parfois (sur S en particulier), sont mortes après floraison. Toutes ces plantes se comportent de la même façon au point de vue de l'occupation du sol : elles ne peuvent s'étendre que par leurs semences, et, après leur mort, laissent des places vides, contrairement aux herbacées vivaces qui, solidement implantées, s'étendent par multiplication sexuée et végétative.

Les espèces fugaces, disparues avant floraison, de dynamisme négligeable n'ont pas été retenues.

2^o Carles, 1948, a montré tout l'arbitraire du procédé qui consiste, dans le calcul du spectre biologique d'une population végétale déterminée, à attribuer la même importance à toutes les espèces, quelles que soient leur abondance et leur sociabilité dans le peuplement. Ainsi, une espèce dominante compte autant qu'une autre, représentée par un seul individu. Carles a proposé de tenir compte du degré de recouvrement dans le calcul du spectre.

1. Voir en particulier les remarques de HEDIN, 1945 citées par DANSEREAU et GILLE 1949, p. 42.

Outre que ce degré de recouvrement ne peut être exactement calculé, il n'a que peu de signification dans des peuplements initiaux très ouverts, où la plupart des espèces sont très dispersées. Je dispose au contraire d'un coefficient bien défini et applicable à toutes les espèces, celui de fréquence. Dans la plupart des cas, une plante de fréquence 1 est en même temps isolée ; une plante de fréquence élevée, même si sa sociabilité est faible et son pouvoir de recouvrement réduit, est en général abondante, et toujours largement répandue sur le terrain étudié. Le coefficient de fréquence, qui dépend donc à la fois de la dispersion et de l'abondance des espèces, est en rapport avec le pouvoir de dissémination des plantes. Pour toutes ces raisons, je l'ai utilisé dans le calcul du spectre biologique.

J'obtiens ainsi le spectre « corrigé » (SC), par opposition au calcul habituel, qui donne le spectre « brut » (SB). Par exemple, la proportion « corrigée » de géophytes dans une population sera (SC) :

$$G \% = \frac{\text{Somme des fréquences des géophytes} \times 100}{\text{Somme des fréquences de toutes les espèces}}.$$

Le spectre brut permettra un parallèle avec les travaux cités. D'autre part, sa comparaison avec le spectre corrigé est souvent intéressante : une végétation homogène, où les espèces isolées sont également réparties parmi les espèces sociales ou abondantes doit avoir en principe un spectre corrigé peu différent du spectre brut.

d) Vitalité.

Dans de nombreux cas, diverses espèces présentent une vigueur très variable selon les terrains où elles vivent. Cependant, ce fait incontestable n'est pas toujours d'interprétation facile. C'est ainsi, pour s'en tenir à un seul exemple, que *Bromus mollis* était de haute taille, avec une inflorescence normale, sur J1 et J2, alors qu'il se présentait généralement en individus grêles, petits et à un seul épillet, sur A ou C par exemple (1). Mais, le plus souvent, des *Bromus* presque normaux se mêlaient en A aux individus nains, en proportion très variable selon les années ; les individus nains eux-mêmes étaient par endroits en groupes denses, ailleurs très dispersés : d'une seule comparaison entre A et J, on risquerait de tirer des conclusions très inexactes. Les seuls cas où les différences de vitalité peuvent être interprétées concernent comme nous le verrons, les jeunes arbres (fig. 42, p. 221).

Une expression sera souvent employée : le « dynamisme » d'une plante. C'est à la fois sa *vigueur*, son aptitude à occuper le sol et à s'étendre malgré la compétition d'autres espèces.

C. — Cas des terrains hétérogènes.

a) Justification de leur étude.

Pourquoi étudier des terrains hétérogènes ? Ne peut-on tirer de conclusions plus rigoureuses de terrains rigoureusement homogènes ?

La première raison en est que l'homogénéité de tous les facteurs du sol n'est pratiquement jamais réalisée dans la nature. Même sur les parcelles artificielles, il apparaît bientôt des différences entre des points voisins, par suite des différences de peuplement. La parcelle naturelle L

1. Identiques par leur morphologie aux *Bromus rubens* observés par KILLIAN, 1943, p. 10-11, au Sahara (cf. aussi phot. 18, p. 269).

présentait, sur toute la surface délimitée, une végétation remarquablement uniforme, et quelques prélèvements de sol avaient donné des résultats presque identiques au point de vue pH et teneur en calcaire, avant le décapage. Celui-ci effectué, d'assez importants écarts édaphiques furent constatés, portant en particulier sur le pH. Il est probable que ce cas est le plus général.

La deuxième raison est beaucoup la plus importante. Considérons un terrain très hétérogène, renfermant plusieurs groupements intriqués sur une faible étendue. Les semences de toutes ces plantes, d'écologie très différente, tomberont en abondance sur tous les points de la surface étudiée : il sera donc possible d'observer vraiment des phénomènes de compétition entre espèces qui, au départ, seront placées sur un pied d'égalité.

Pour cette étude, le terrain F convient bien ; d'une part, il présente de fortes inégalités portant en particulier sur le pH et la teneur en carbonates ; d'autre part, ces inégalités sont réparties de telle sorte que les surfaces d'écologie opposée présentent des aires de même ordre de grandeur et assez nettement délimitées (cf. fig. 2 et 3).

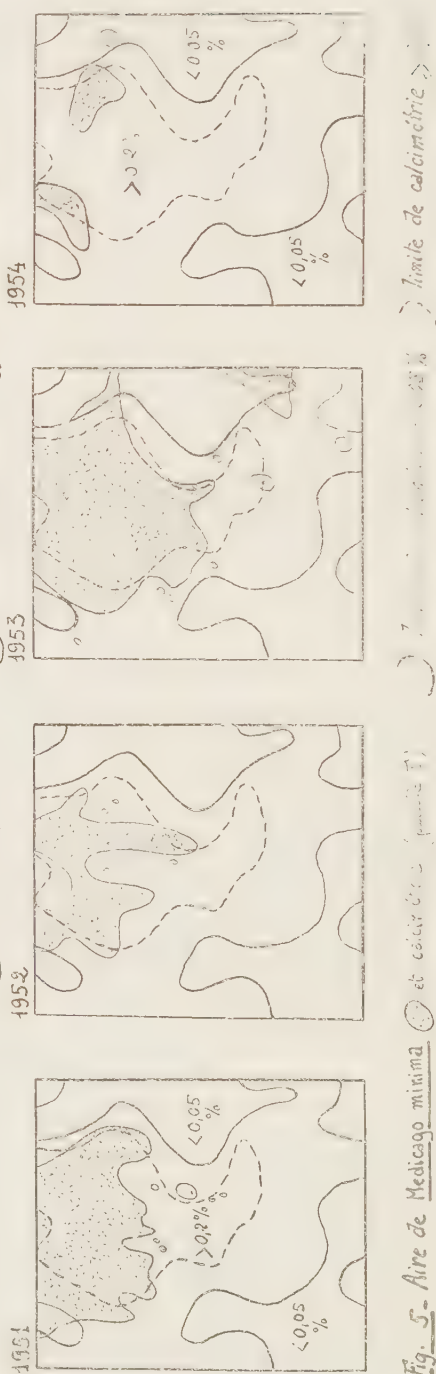
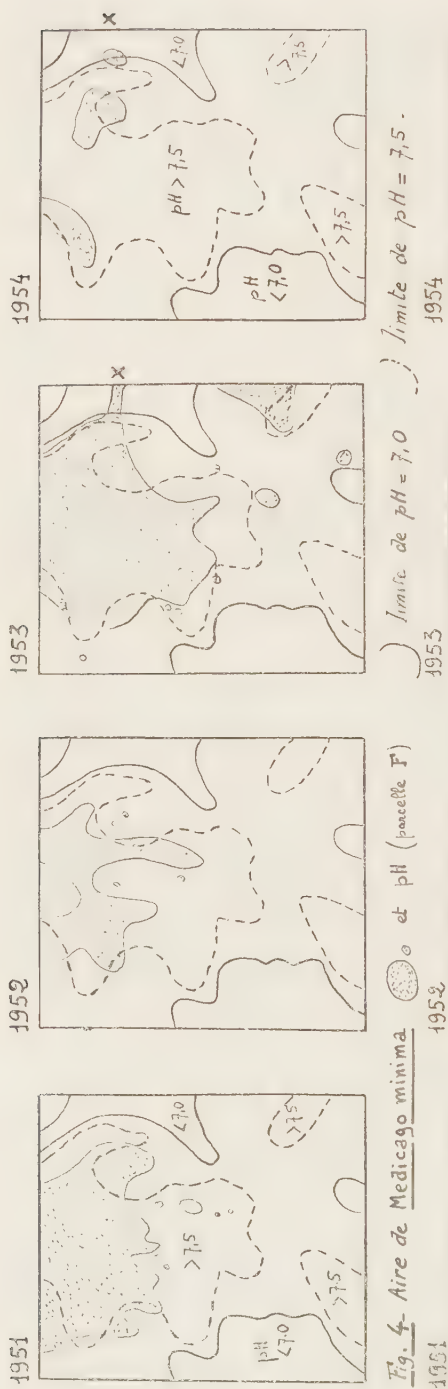
En réalité, je pensais initialement voir ainsi des plantes s'arrêter à certaines limites édaphiques, ce qui aurait apporté des précisions intéressantes sur leur écologie. Je pensais également constater des modifications de ces limites, par l'entrée en jeu de la concurrence entre des plantes à écologie stricte et des espèces sociales, indifférentes au sol ou elles-mêmes édaphiquement spécialisées, ou par influences de certaines de ces plantes sur le sol. J'ai rapidement constaté que ce n'était pas aussi simple.

b) Limites d'aires et limites édaphiques.

Considérons, par exemple, la répartition sur F du *Medicago minima*, qui se montre en 1951 uniquement dans la zone de $\text{pH} \geq 7$ (fig. 4). Nous remarquons qu'il n'y a pas concordance absolue entre l'aire de la plante et la limite de $\text{pH} = 7$, ni d'ailleurs avec une autre limite de pH ; par exemple, la ligne de $\text{pH} = 7,5$ n'est pas entièrement dans l'aire de la plante. A ce moment, des points de pH élevé, à végétation très clairsemée, sont dépourvus de *Medicago minima* : ce ne sont donc pas des phénomènes de compétition qui influent sur l'aire de la plante. S'agit-il d'une action apparente du pH, la plante étant en réalité soumise à d'autres facteurs de répartition ? Ou bien la plante n'a-t-elle pas encore occupé la totalité de l'aire où elle peut vivre ? Examinons donc sa répartition les années suivantes, pendant lesquelles les variations de pH, mesurées en été, ont été insignifiantes (fig. 4).

On constate que, de façon générale, le *Medicago minima* a occupé des parties à $\text{pH} \geq 7$, avec une préférence marquée pour les sols de $\text{pH} \geq 7,5$; le pH a donc certainement une influence ; cependant, une tache de cette Luzerne s'est maintenue en 1953-54 en H9 (croix sur fig. 4), à pH 6,6-6,8, et à aucun moment elle n'a occupé la totalité de l'aire à $\text{pH} \geq 7$ ou même $> 7,5$. Cela indique que d'autres facteurs de répartition sont en jeu.

Les résultats sont semblables si l'étude porte sur la teneur en calcaire du sol superficiel (fig. 5) : préférence pour les sols au moins légèrement calcarifères, mais avec des exceptions encore plus fréquentes que pour le pH. Notons aussi que le *Medicago minima* est un exemple particulièrement favorable : la plupart des autres espèces présentent une répartition qui semble moins évidemment dépendante des facteurs édaphiques considérés.



Il n'en est pas moins vrai que, sur F, la présence de cette plante aux $\text{pH} < 7$ et sur sol dépourvu de calcaire est exceptionnelle ; au contraire, elle se rencontre très fréquemment à $\text{pH} \geq 7,5$ et pour une teneur du sol en carbonates supérieure à 0,10 % (1). Il en résulte que le problème peut être envisagé du point de vue statistique. Il s'agit d'être sûr de la fréquence plus grande de cette Luzerne aux pH élevés, et sur les sols calcarifères : nous étudierons les superpositions d'aires, d'une part celle du *Medicago* avec les surfaces de pH élevé, d'autre part la même aire avec les surfaces de calcimétrie déterminée.

Nous pourrions aussi étudier la superposition des aires de deux espèces : les coïncidences doivent être élevées entre deux plantes ayant une écologie voisine et qui se concurrencent peu (quels que soient les facteurs en cause, qu'ils soient déterminés ou non).

c) *Problèmes posés par les superpositions d'aires.*

Comment apprécier l'importance de la superposition de deux aires ?

Si elles ont pour mesure a et b , et coïncident sur une étendue de superficie c , il paraît à première vue logique d'apprécier le degré de recouvrement par le rapport :

$$\frac{\text{Aire commune}}{\text{Aire totale occupée par les 2 pl.}} = \frac{c}{a + b - c}$$

Cependant deux aires, par exemple celles de deux espèces, peuvent présenter le même degré de recouvrement, tel qu'il est calculé ci-dessus, dans des cas très différents, comme le montre la figure 6, évidemment théorique.

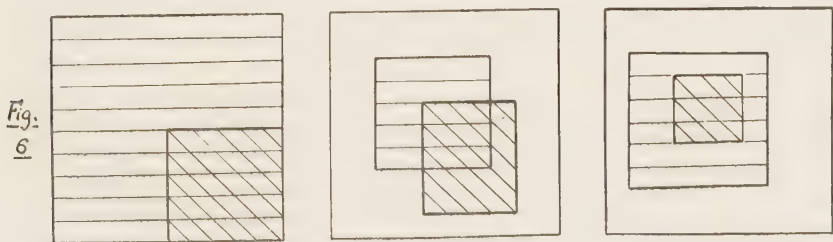


FIG. 6. — Couples d'espèces ayant des aires (représentées par les deux sortes de hachures) de même degré de recouvrement mutuel ; le rapport : $\frac{\text{aire commune}}{\text{aire totale}} = 0,25$ dans les trois cas.

La valeur du rapport $\frac{a}{a + b - c}$ est la même partout (25 %) : pourtant ces trois cas correspondent à des faits bien différents, même si nous admettons que l'écologie seule est responsable de la répartition des deux espèces :

1 — La plante A occupe toute la surface du terrain ; elle est donc indifférente à ses variations écologiques, ainsi qu'à la concurrence de

1. Il a été impossible d'étudier en détails les propriétés du sol en profondeur. On pourrait le faire de la même façon, mais le *Medicago minima* et les autres plantes ont dû d'abord vivre en utilisant le sol superficiel.

toutes les autres espèces. Elle est obligatoirement associée à toutes les espèces du terrain étudié et sa rencontre avec B n'a pas de signification particulière.

2 — A et B ont réagi inégalement aux propriétés du sol ou à la concurrence d'autres espèces. Leurs exigences ne sont pas forcément les mêmes, quoique compatibles, et peuvent même différer assez fortement.

3 — A et B possèdent beaucoup d'affinités : chaque fois que B est présent, A peut vivre : cette dernière espèce est simplement moins exigeante.

En fait, des intermédiaires existent entre ces cas extrêmes. D'autre part, l'examen de toutes les aires, isolées, deux à deux, trois à trois... est impossible en raison du grand nombre d'espèces vivant sur chaque terrain. C'est pourquoi je proposerai ici une solution approchée :

Soit un damier de N cases, sur lequel nous plaçons de façon quelconque a pions noirs et b pions blancs, à la seule condition que deux pions de même couleur ne puissent se trouver dans la même case. Calculons la probabilité de rencontre de deux pions différents sur la même case, telle qu'elle résulterait de la moyenne d'un grand nombre d'essais :

La probabilité de rencontrer un pion noir sur une case est $\frac{a}{N}$.

La probabilité de rencontrer un pion blanc sur une case est $\frac{b}{N}$.

La probabilité de rencontre des deux pions sur une même case est donc :

$$r = \frac{a}{N} \times \frac{b}{N} = \frac{ab}{N^2}.$$

Cette valeur est naturellement inférieure à 1. Nous pouvons en déduire le nombre probable de cases où se fera la rencontre, puisque sa probabilité est la même dans les N cases :

$$R = rN = \frac{ab}{N^2} \times N = \frac{ab}{N}.$$

Naturellement, au cours de chaque essai, nous aurons un nombre C de coïncidences plus ou moins différent de R . Mais il serait possible de parier que la moyenne d'un assez grand nombre de valeurs de C serait proche de R .

Supposons que nous ayons fait un tel pari avec une personne qui, d'une part, aurait parié que $C > R$, d'autre part serait chargée de répartir les pions sur le damier. Cette personne place donc de préférence les pions noirs sur les cases déjà occupées par les blancs, sans pour autant les faire coïncider tous, et nous constaterons effectivement que $C > R$.

A partir de quel écart et de combien d'essais pourrions-nous soupçonner, puis avoir la certitude presque absolue d'une anomalie de répartition ?

1° *Cas d'un seul essai.*

Calculons d'abord la probabilité de n'observer *qu'une* rencontre au lieu de $R = \frac{ab}{N}$. Cette probabilité est appelée $P_{1/R}$.

Supposons définie la position des pions les moins nombreux, par exemple les noirs, de fréquence a . La probabilité pour qu'un pion blanc, de fréquence $b \geq a$, se trouve sur un carré *quelconque* est :

$$\frac{b}{N}$$

et la probabilité pour qu'un carré, également quelconque, ne porte pas de pion blanc, est :

$$1 - \frac{b}{N}$$

La probabilité pour que 1 des a carrés porte un pion blanc, et que les $a - 1$ autres n'en portent pas, est donc, dans le cas où le carré commun est fixé :

$$\frac{b}{N} \left(1 - \frac{b}{N}\right)^{a-1}$$

mais, chaque carré a pouvant être celui où se produit la rencontre, la probabilité d'une rencontre est donc :

$$P_{1/R} = a \frac{b}{N} \left(1 - \frac{b}{N}\right)^{a-1}$$

Calculons maintenant la probabilité de deux rencontres $P_{2/R}$. Sur deux carrés bien définis choisis parmi les a carrés possibles, la probabilité de rencontre peut être calculée de la même façon ; elle est :

$$\left(\frac{b}{N}\right)^2 \left(1 - \frac{b}{N}\right)^{a-2}$$

Mais, les deux rencontres pouvant s'effectuer sur les a carrés, la probabilité réelle se trouve multipliée par un coefficient égal au nombre de fois que l'on peut prendre 2 à 2 les a carrés, coefficient que nous appellerons K_a^2 . On a donc :

$$P_{2/R} = K_a^2 \left(\frac{b}{N}\right)^2 \left(1 - \frac{b}{N}\right)^{a-2}$$

Nous pouvons calculer de la même façon la probabilité d'un nombre quelconque C de rencontres, C étant bien entendu inférieur ou égal à a . Cette probabilité est de :

$$P_{C/R} = K_a^C \left(\frac{b}{N}\right)^C \left(1 - \frac{b}{N}\right)^{a-C} \quad [1]$$

$$\text{avec } K_a^C = \frac{a(a-1)(a-2)(a-3)\dots\dots(a-C+1)}{C!}.$$

le calcul de ce dernier coefficient est d'ailleurs facilité par le tableau donné par Vessereau, 1947, tableau que l'on peut prolonger indéfiniment (p. 35) : c'est le triangle arithmétique de Pascal.

La formule précédente [1] nous donne donc le moyen de calculer les diverses valeurs des probabilités de 1, 2, 3... a rencontres. Si cette valeur est suffisamment faible, nous pourrions soupçonner une anomalie dans la répartition des pions.

Par exemple, posons $N = 90$, $a = 10$, $b = 27$, nous avons $R = 3$ et :

$C = 0$	$P_{0/3} = 2,8.10^{-2}$	$C = 5$	$P_{5/3} = 10,3.10^{-2}$
$C = 1$	$P_{1/3} = 12,1.10^{-2}$	$C = 6$	$P_{6/3} = 3,7.10^{-2}$
$C = 2$	$P_{2/3} = 23,4.10^{-2}$	$C = 7$	$P_{7/3} = 0,9.10^{-2}$
$C = 3$	$P_{3/3} = 26,7.10^{-2}$	$C = 8$	$P_{8/3} = 0,1.10^{-2}$
$C = 4$	$P_{4/3} = 20,0.10^{-2}$		

Nous voyons que la probabilité d'observer 0 ou 6 rencontres, au lieu de 3, est faible mais non négligeable : en revanche, il semble peu probable d'observer 8 rencontres ou plus (1). Il est évidemment impossible d'affirmer qu'un tel nombre de coïncidences n'est pas dû au hasard, mais cette éventualité, déjà peu probable, le devient tout à fait si le même écart s'observe au cours d'essais successifs.

2° Cas de plusieurs essais.

Ce qui nous intéresse ici est évidemment, non la valeur exacte de C au cours des divers essais, mais le fait que l'écart observé reste de même sens. La probabilité pour que C soit supérieur ou égal à 8 au cours du premier essai est :

$$P_1 = P_{8/3} + P_{9/3} + P_{10/3}$$

1. En fait, la formule [1] est elle-même une formule approchée. Le calcul exact de $P_{C/R}$ nécessite des calculs très longs, impliquant l'usage d'une calculatrice électronique. Les valeurs trouvées sont d'ailleurs du même ordre, et pour les nombres de rencontre éloignés de R , la valeur de $P_{C/R}$ est en général plus faible que celle qui est calculée par la formule [1]. Celle-ci reste donc parfaitement utilisable.

et ainsi de suite pour les essais successifs : la probabilité totale pour n essais devient :

$$P = P_1 \times P_2 \times P_3 \times \dots \times P_n$$

En gardant les valeurs précédentes, supposons que 4 essais aient donné les résultats suivants :

$$C_1 = 5 \quad C_2 = 7 \quad C_3 = 6 \quad C_4 = 8,$$

On aurait alors :

$$P_1 = 15,3 \cdot 10^{-2} \quad P_2 = 1,2 \cdot 10^{-2} \quad P_3 = 4,9 \cdot 10^{-2} \quad P_4 = 0,2 \cdot 10^{-2}$$

Il en résulte :

$$P = P_1 \times P_2 \times P_3 \times P_4 = 18 \cdot 10^{-8}$$

Un tel résultat équivaut à la certitude presque absolue d'une anomalie de répartition.

d) Application au terrain F.

Ce terrain ayant été divisé en $N = 90$ carrés de 1 m^2 , nous constatons une répartition inégale de la plupart des espèces, qui se trouvent seulement sur un certain nombre de carrés. Dans quelle mesure peut-on leur appliquer les résultats précédents, c'est-à-dire les assimiler à des pions sur damier de 90 cases ?

La principale difficulté résulte du fait qu'il ne s'agit plus ici d'une alternative entre absence et présence, mais que chaque espèce peut être présente de bien des façons sur chaque surface-unité : isolée, par taches, dominante..., frêle ou vigoureuse dans chaque cas. Si les limites aréales de chaque plante étaient nettement visibles, on pourrait peut-être distinguer :

- surface totalement comprise dans l'aire considérée,
- surface totalement hors de cette aire,
- surface à la limite de l'aire, occupée partiellement.

Il suffirait alors de diminuer la valeur de l'aire-unité pour que la dernière catégorie devienne peu importante, voire négligeable, par rapport aux autres. Mais il est apparu à l'usage que les limites des aires de chaque espèce étaient en général tellement complexes et intriquées que même en réduisant la valeur de la surface-unité, la difficulté subsiste. Il en résulte que la seule distinction qui ne soit pas arbitraire était la présence ou l'absence de chaque espèce sur un carré-unité donné. Nous verrons plus loin comment vérifier si cette simplification n'est pas abusive.

Nous pouvons donc calculer la probabilité pour que deux espèces de fréquence a et b coïncident C fois, et, si la valeur de C est nettement différente de $R = \frac{ab}{N}$, conclure à une anomalie de répartition, d'autant plus marquée que sa probabilité est plus faible. Mais si le calcul de $P_{C/R}$ est possible, il reste long et compliqué, étant donnée la nécessité de comparer plusieurs centaines de rencontres. Aussi ai-je utilisé une nouvelle simplification du calcul.

La distribution de $P_{C/R}$ autour de sa valeur moyenne $R = \frac{ab}{N}$ est représentée par la courbe $P_{C/R} = f(C)$ dont on peut calculer les points correspondant aux valeurs entières de C . Cette courbe rappelle une courbe de Gauss, mais elle en diffère en général par sa dissymétrie. Cette dissymétrie, nulle pour $b = \frac{N}{2} = 45$, est toujours faible, ainsi que le montre le calcul pour des valeurs très différentes de a et b : (fig. 7 et tabl. 3).

Si la courbe $P_{C/R} = f(C)$ était exactement une courbe de Gauss, ses caractéristiques seraient : (Vessereau, 1947, p. 37) :

$$\text{— moyenne } \mu = \frac{ab}{N} = R$$

$$\text{— écart-type } \sigma = \sqrt{\frac{ab}{N} \left(1 - \frac{b}{N}\right)} = \sqrt{R \left(1 - \frac{b}{N}\right)}$$

Si nous reprenons l'exemple précédent ($a = 10$, $B = 27$), nous trouvons : $\mu = R = 3$ et $\sigma \approx 1,45$.

On sait que si une distribution autour d'une valeur moyenne suit la loi de Gauss, la répartition des valeurs se fait de la façon suivante : (Vessereau, 1947, p. 40).

- de $\mu - \sigma$ à $\mu + \sigma$: 68 %
- de $\mu - 2\sigma$ à $\mu + 2\sigma$: 95 %
- de $\mu - 3\sigma$ à $\mu + 3\sigma$: 99,8 %

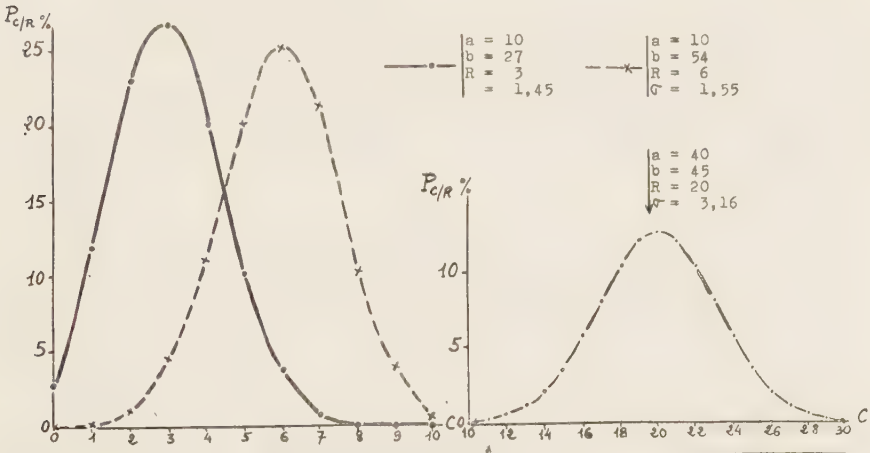


Fig. 7 - Exemples de courbes représentatives de la fonction :
A droite seulement la courbe est symétrique pour $b = N/2$.

$$P_{C/R} = K \cdot \left(\frac{b}{N}\right)^c \left(1 - \frac{b}{N}\right)^{a-c}$$

Calculons la probabilité pour que C soit compris :

- 1) entre $R - \sigma = 3 - 1,45$ et $R + \sigma = 3 + 1,45$, c'est-à-dire pour $C = 2$, $C = 3$, $C = 4$: on trouve $P = 70,1 \%$;
- 2) entre $R - 2\sigma = 3 - 2 \times 1,45$ et $R + 2\sigma = 3 + 2 \times 1,45$, soient les valeurs de $C = 1$ à $C = 5$, on a $P = 92,5 \%$; mais il faut remarquer que $2 \times 1,45 \neq 3$, ce qui conduit à joindre aux valeurs précédentes $C = 0$ et $C = 6$: ce qui donne $P = 99,0 \%$;
- 3) entre $R - 3\sigma = 0$ et $R + 3\sigma = 7,35$, on a $P = 99,9 \%$.

On voit donc que, dans cet exemple, la distribution est très proche d'une distribution gaussienne, malgré la légère dissymétrie de la courbe représentative. Des résultats identiques peuvent être obtenus pour d'autres valeurs de a et b , très différentes des précédentes (cf. tabl. 3).

Il paraît donc légitime de distinguer, quand on étudie la dispersion d'un couple d'espèces :

1° Les valeurs de C comprises dans l'intervalle $R \pm \sigma$: elles signifient que le hasard peut suffire à expliquer les rencontres constatées.

2° Les valeurs de C comprises entre $R-2\sigma$ et $R-\sigma$, d'une part, et entre $R+\sigma$ et $R+2\sigma$, d'autre part. La probabilité pour que de tels écarts soient dus uniquement au hasard est encore forte, de l'ordre de 13,5 %. Mais leur répartition dans le même sens peut acquérir une signification plus grande. En effet, la probabilité d'observer de telles anomalies de répartition est de :

$$\begin{aligned}(13,5 \cdot 10^{-2})^2 &= 1,8 \cdot 10^{-2} \text{ pendant deux ans} \\ (13,5 \cdot 10^{-2})^3 &= 2,4 \cdot 10^{-3} \text{ pendant trois ans} \\ (13,5 \cdot 10^{-2})^4 &= 3,2 \cdot 10^{-4} \text{ pendant quatre ans}\end{aligned}$$

TABL. 3 - Valeurs de P pour diverses valeurs de a et b. C/R			
a = 5 ; b = 9 -d'où: R = 0,5 ; σ = 1,2 .			
$\frac{C=0}{C=1}$ P = 59,05.10 ⁻²	$\frac{C=2}{C=3}$ P = 7,29.10 ⁻²	$\frac{C=4}{C=5}$ P = 4,5.10 ⁻⁴ 10 ⁻⁵	
Σ de R- σ à R+ σ = 91,8 % ; de R-2 σ à R+2 σ = 98,3 % ; de R-3 σ à R+3 σ = 99,9 %			
a = 10 ; b = 18 -d'où: R = 2 ; σ = 1,6			
$\frac{C=0}{C=1}$ P = 10,74.10 ⁻² 26,85.10 ⁻²	$\frac{C=3}{C=4}$ P = 20,13.10 ⁻² 8,81.10 ⁻²	$\frac{C=6}{C=7}$ P = 0,55.10 ⁻² 0,08.10 ⁻²	
$\frac{C=2}{C=5}$ P = 30,20.10 ⁻²	$\frac{C=4}{C=5}$ P = 2,64.10 ⁻²		
Σ de R- σ à R+ σ = 77,2 % ; de R-2 σ à R+2 σ = 99,3 % ; de R-3 σ à R+3 σ = 99,9 %			
a = 10 ; b = 63 -d'où: R = 7 ; σ = 1,45			
$\frac{C=3}{C=4}$ P = 0,09.10 ⁻² 3,68.10 ⁻²	$\frac{C=5}{C=6}$ P = 10,30.10 ⁻² 20,01.10 ⁻²	$\frac{C=8}{C=9}$ P = 23,35.10 ⁻² 12,11.10 ⁻²	
$\frac{C=7}{C=10}$ P = 26,69.10 ⁻²			
Σ de R- σ à R+ σ = 70 % ; de R-2 σ à R+2 σ = 92,4 % ; de R-3 σ à R+3 σ = 99,1 %			
a = 40 ; b = 45 -d'où: R = 20 ; σ = 3,16			
$\frac{C=10}{C=11}$ P = 0,08.10 ⁻² 0,21.10 ⁻²	$\frac{C=17}{C=18}$ P = 8,07.10 ⁻² 10,31.10 ⁻²	$\frac{C=25}{C=26}$ P = 3,66.10 ⁻² 2,11.10 ⁻²	
$\frac{C=12}{C=13}$ P = 0,51.10 ⁻² 1,09.10 ⁻²	$\frac{C=19}{C=20}$ P = 11,94.10 ⁻² 12,53.10 ⁻²	$\frac{C=27}{C=28}$ P = 1,09.10 ⁻² 0,51.10 ⁻²	
$\frac{C=14}{C=15}$ P = 2,11.10 ⁻² 3,66.10 ⁻²	$\frac{C=21}{C=22}$ P = 11,94.10 ⁻² 10,31.10 ⁻²	$\frac{C=29}{C=30}$ P = 0,21.10 ⁻² 0,08.10 ⁻²	
$\frac{C=16}{C=24}$ P = 5,72.10 ⁻²	$\frac{C=23}{C=24}$ P = 8,07.10 ⁻² 5,72.10 ⁻²		
Σ de R- σ à R+ σ = 73,2 % ; de R-2 σ à R+2 σ = 96,1 % ; de R-3 σ à R+3 σ = 99,8 %			
a = 40 ; b = 63 -d'où: R = 28 ; σ = 3,0			
$\frac{C=20}{C=21}$ P = 0,38.10 ⁻² 0,85.10 ⁻²	$\frac{C=25}{C=26}$ P = 7,74.10 ⁻² 10,42.10 ⁻²	$\frac{C=31}{C=32}$ P = 8,49.10 ⁻² 5,57.10 ⁻²	
$\frac{C=22}{C=23}$ P = 1,72.10 ⁻² 3,14.10 ⁻²	$\frac{C=27}{C=28}$ P = 12,61.10 ⁻² 13,65.10 ⁻²	$\frac{C=33}{C=34}$ P = 3,15.10 ⁻² 1,51.10 ⁻²	
$\frac{C=24}{C=30}$ P = 5,18.10 ⁻²	$\frac{C=29}{C=30}$ P = 12,88.10 ⁻² 11,28.10 ⁻²	$\frac{C=35}{C=36}$ P = 0,60.10 ⁻² 0,19.10 ⁻²	
Σ de R- σ à R+ σ = 77,1 % ; de R-2 σ à R+2 σ = 97,3 % ; de R-3 σ à R+3 σ = 99,8 %			

On voit donc que de tels écarts pourront être interprétés s'ils se reproduisent dans le même sens.

3° Les valeurs de C comprises entre $R-3\sigma$ et $R-2\sigma$, ainsi que celles comprises entre $R+2\sigma$ et $R+3\sigma$, dont la probabilité est de l'ordre de 2,4 %. De signification seulement assez bonne pour une observation, un tel écart prend toute sa valeur s'il se répète au moins une fois. En effet, sa probabilité devient alors inférieure à $6 \cdot 10^{-4}$.

4^o Les valeurs de C extérieures aux intervalles précédents, dont la probabilité, égale ou inférieure au millième, indique d'emblée que nous nous trouvons devant une anomalie significative.

Considérons par exemple, le couple *Medicago minima*-*Muscari comosum* ; en 1951, leur fréquence est respectivement a = 29 et b = 38 ; on a :

$$R = \frac{ab}{N} = \frac{29 \times 38}{90} \approx 12,25$$

$$\sigma = \sqrt{R \left(1 - \frac{b}{N}\right)} = \sqrt{12,25 \left(1 - \frac{38}{90}\right)} = 2,66.$$

On observe un nombre de C = 25 coïncidences, c'est-à-dire nettement supérieur à $R + 3\sigma = 20$.

Les autres années, les résultats sont les suivants : (tableau 4)

TABL. 4 - Coïncidences entre les répartitions de <i>Medicago minima</i> et de <i>Muscari comosum</i>						
Année	a	b	R	σ	C	Position de C.
1951	29	38	12	2,7	25	C > R + 3 σ
1952	21	30	7	2,2	15	C > R + 3 σ
1953	28	49	15	2,6	25	C > R + 3 σ
1954	10	28	3	1,4	10	C > R + 3 σ

La probabilité pour que de telles anomalies de répartition soient dues au seul hasard est de l'ordre de $(10^{-3})^4 = 10^{-12}$. Nous pouvons donc considérer que cela équivaut à la certitude de l'existence d'un ou plusieurs facteurs communs agissant sur la répartition des deux espèces.

Des écarts semblables, assez souvent du même ordre de grandeur, peuvent être constatés pour de nombreux couples d'espèces. Quelles sont les causes de ces anomalies de répartition ?

Facteurs de répartition.

1. *Le hasard.* Nous avons montré ci-dessus que la probabilité de certaines anomalies de répartition est très faible.

Évidemment, le hasard seul peut être responsable de telles anomalies, mais le fait de les observer plusieurs fois de suite, dans à peu près tous les cas, rend cette explication hautement improbable. Nous pouvons remarquer que c'est par un raisonnement implicite de même nature que l'on classe de nombreux relevés phytosociologiques, en comparant leur composition floristique : on note la coexistence de certaines espèces, la non-existence constante de certaines autres... et on groupe ces relevés en tableaux d'associations. Ceci est légitime, même pour des relevés portant sur une seule année, parce qu'on a constaté que les espèces accidentelles sont l'exception dans la plupart des relevés. Nous ne faisons pas ici autre chose, et la méthode précédente pourrait être appliquée pour classer des relevés assez nombreux portant sur des groupements affines. Elle a l'avantage d'être totalement objective, car nous comparons la répartition des espèces deux à deux de façon quelconque, sans nous laisser influencer par ce que nous savons des affinités écologiques ou biogéographiques de ces plantes.

On peut encore objecter que, si deux plantes ont initialement une répartition particulière, l'anomalie peut persister ensuite. Supposons en effet que deux plantes soient chacune représentées par un seul individu et localisées au même point. Si la dispersion des semences est faible à partir de ces porte-graines, l'anomalie peut subsister d'une année sur l'autre. Réponses :

a) si les deux plantes, normalement vigoureuses et fertiles, coexistent, c'est que leur emplacement commun leur est écologiquement favorable, et qu'elles manifestent donc des exigences ou des tolérances communes ;

b) dans la plupart des cas, les aires des deux végétaux considérés s'étendent loin de leur point d'arrivée, puis se fragmentent et régressent de façon apparemment quelconque ; la persistance d'une anomalie dans la superposition de leur aire n'est plus alors due au hasard ;

c) la surface F est de trop faible étendue pour qu'une espèce normalement fertile et assez abondante ne puisse envoyer des semences en tous ses points. J'ai pu m'en assurer dans certains cas favorables : ainsi les fruits de *Medicago minima*, les germinations automnales d'*Erodium Cicutarium* s'observaient à peu près partout sur F, alors que les plantes adultes étaient inégalement réparties ensuite ;

d) pour éliminer enfin l'intervention du hasard dans le premier peuplement, je n'ai pas tenu compte du relevé initial (1950), ni des espèces de faible fréquence.

Signalons un cas particulier, celui du *Brachypodium pinnatum*, dont l'aire est restée presque immuable, et qui ne semble pas avoir donné de semences fertiles, sa progression, lente, étant essentiellement végétative. C'est probablement la seule circonstance où le rôle du hasard n'ait pu être éliminé.

2. *L'écologie.* Deux ou plusieurs espèces peuvent vivre ensemble parce qu'elles ont les mêmes exigences ou les mêmes tolérances. Il est possible d'appliquer nos méthodes de calcul pour étudier comment chacune se répartit en fonction de certains facteurs édaphiques. Je l'ai fait pour le pH et la teneur en carbonates du sol superficiel de la parcelle F.

α — pH :

L'exemple du *Medicago minima* et du *Muscari comosum* montre que même les espèces ayant une préférence marquée pour les pH élevés peuvent se rencontrer sur des parcelles de pH bas. Le pH de chaque parcelle ayant été repéré en son centre, et près de la surface, on pourrait être tenté d'expliquer cela par l'existence d'un pH plus élevé au point exact où se trouve la plante, en particulier à une plus grande profondeur. Cette objection a une réelle valeur ; cependant, étant donnée l'impossibilité matérielle de faire des prélèvements plus nombreux en surface, et surtout en profondeur, nous pouvons nous appuyer sur les mesures faites. En effet :

— les variations de pH sont faibles sur une petite distance ;

— des mesures portant sur la rhizosphère totale de certaines espèces (en particulier des deux plantes ci-dessus), ont effectivement donné des résultats très discordants, avec cependant aussi un plus grand nombre de valeurs dans les pH élevés ;

— enfin, comme il s'agit d'un peuplement nouveau, c'est naturellement dans la partie superficielle du sol que les jeunes plantes se sont d'abord développées.

On peut donc tenter une étude statistique par la méthode exposée ci-dessus. Pour cela, il faut répartir les carrés-unités par classes de pH, chaque classe ayant une aire assez étendue, et assez peu différente de l'aire des autres classes. Pour ces raisons, j'ai donc été amené à distinguer les classes suivantes :

I. pH 7,8 à 7,55	30 m ²
II. pH 7,5 à 7,05	39 m ²
III. pH 7,0 à 6,5	21 m ²

La répartition de chaque espèce dans les trois classes de pH peut être étudiée, en comparant les valeurs définies plus haut :

— $R = \frac{ab}{N}$, nombre de rencontres le plus probable ;

— C = nombre de rencontres constatées ;
et en attribuant à chaque cas un signe distinctif, selon que C est compris dans les divers intervalles :

$C \leq R - 3\sigma$; $R - 3\sigma < C \leq R - 2\sigma$; $R - 2\sigma < C \leq R - \sigma$; $R - \sigma < C < R + \sigma$;
 $R + \sigma \leq C < R + 2\sigma$; $R + 2\sigma \leq C < R + 3\sigma$ et enfin $C \geq R + 3\sigma$.

TABL. 5 - Répartition des espèces selon pH (F - Année 1951)		I			II			III		
pH		7,8-7,55			7,5-7,05			7,0-6,5		
Fr.		R	C		R	C		R	C	
<i>Viola angustifolia</i>	88	2,7	3	▧	3,4	2	▧	1,9	3	▧
<i>Luzula campestris</i>	10	3,3	3	▧	4,4	6	▧	2,3	1	▧
<i>Ranunculus bulbosus</i>	13	4,3	6	▧	5,3	5	▧	3,4	2	▧
<i>Crepis virens</i>	22	7,3	5	○	9,6	9	▧	5,1	8	▧
<i>Viola hirsuta</i>	23	7,7	5	○	9,9	12	▧	5,4	6	▧
<i>Teucrium Chamædrys</i>	24	8	5	○	10,4	9	▧	5,6	10	▧
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	25	8,3	9	○	10,9	6	▧	5,8	10	▧
<i>Medicago minima</i>	29	9,7	18	▧	12,5	9	○	6,8	2	▧
<i>Arabidopsis Thaliana</i>	31	10,3	5	○	13,5	18	▧	7,2	8	▧
.....										
<i>Hypericum perforatum</i>	74	24	24	▧	32	38	▧	17,3	12	▧
<i>Rumex Acetosella</i>	76	2	21	▧	33	34	▧	17,7	21	▧
<i>Cerastium semidecandrum</i>	76	2,3	22	○	33	35	▧	17,7	19	▧
<i>Erodium Cicutarium</i>	80	26,7	29	▧	34,6	35	▧	18,7	16	○
<i>Geranium molle</i>	84	28	27	▧	36,4	36	▧	19,6	21	▧
$C \leq R - 3\sigma$: $R - 3\sigma < C \leq R - 2\sigma$: $R - 2\sigma < C \leq R - \sigma$: $R - \sigma < C < R + \sigma$: $R + \sigma \leq C < R + 2\sigma$: $R + 2\sigma \leq C < R + 3\sigma$: $C \geq R + 3\sigma$:										

Voici, par exemple (tabl. 5) le début et la fin du tableau ainsi réalisé, pour 1951, avant tout classement. Les plantes de fréquence très faible, dont la répartition peut être accidentelle, et celles occupant presque la totalité du terrain F, n'ont pas été retenues.

Il est alors possible de classer les espèces, d'après les signes qui leur ont été attribuées pour chaque classe de pH. On distingue ainsi, en 1951 :

— des espèces préférant les pH $> 7,5$: (tabl. 5 bis).

5-64	I	II	III		I	II	III
<i>Medicago minima</i>	▧	○	○	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	▧	▧	▧
<i>Muscari comosum</i>	○	○	○	<i>Saxifraga trydactylites</i>	▧	▧	▧
<i>Helianthemum nummularium</i>	▧	○	○	<i>Ajuga genevensis</i>	▧	▧	▧
<i>Festuca rubra</i>	▧	▧	▧	<i>Erodium Cicutarium</i>	▧	▧	▧
				<i>Ranunculus bulbosus</i>	▧	▧	▧

On remarquera que l'intervention du hasard ne peut être mise hors de cause pour les quatre dernières espèces. Mais la répétition d'anomalies de même sens les années suivantes permet tout de même, nous l'avons vu, d'interpréter ces faibles écarts.

— espèces préférant les pH compris entre 7,5 et 7,0 : (tabl. 5 *ter*).

5 <i>ter</i>	I	II	III		I	II	III
Hypericum perforatum				Myosotis collina			
Veronica arvensis				Arabidopsis Thaliana			
				Erophila verna			

On remarquera que la première est plutôt liée aux pH élevés, tandis que toutes les autres « fuient » les pH $> 7,5$.

— espèces préférant les pH $\leq 7,0$: (tabl. 5-4°).

5-4°	I	II	III		I	II	III
Teucrium Chamædrys				Crepis virens			
Rumex Acetosella				Antioxanthum odoratum			

La présence du *Teucrium Chamædrys* dans cette catégorie est assez étonnante ; bornons-nous pour l'instant à constater le fait.

Trois espèces sont un peu moins répandues aux pH élevés :

Cerastium semidecandrum
Verbascum Thapsus

Vicia hirsuta

mais ces écarts devront être confirmés les années suivantes pour être pris en considération.

— espèces indifférentes au pH :

Brachypodium pinnatum
Galium verum
Geranium molle
Luzula campestris

Sedum album
Vicia angustifolia
V. lathyroides

Ces résultats, dont certains peuvent surprendre, seront comparés dans leur ensemble, discutés et utilisés dans les chapitres ultérieurs : nous nous limitons ici aux méthodes.

β — teneur en calcaire :

On pourrait penser *a priori* qu'une étude semblable portant sur la teneur en carbonates du sol superficiel (tamisé) devrait donner des résultats identiques. Cependant, si nous portons sur un graphique les valeurs du pH en fonction de la teneur en calcaire, nous constatons que ces deux valeurs ne sont pas strictement liées ; simplement, la répartition des points représentatifs montre qu'à un pH donné correspond une teneur *maximum* en carbonates, tandis qu'à une teneur donnée en calcaire correspond un pH *minimum* (fig. 8).

L'application de la méthode statistique à la recherche de l'influence de la teneur en carbonates a donné, en 1951, par exemple, les résultats ci-dessous (tabl. 5-5°).

Comme prévu, nous retrouvons souvent les mêmes plantes, préférant des classes correspondantes de pH et de teneur en carbonates. Mais il y a des discordances, parfois confirmées les années suivantes : l'intérêt

de la méthode utilisée ici est donc de pouvoir dissocier l'influence de facteurs considérés d'ordinaire comme ayant la même action, et de permettre ainsi une connaissance plus précise de l'écologie des espèces observées. Les résultats obtenus sont rassemblés en particulier dans le chapitre consacré au terrain F.

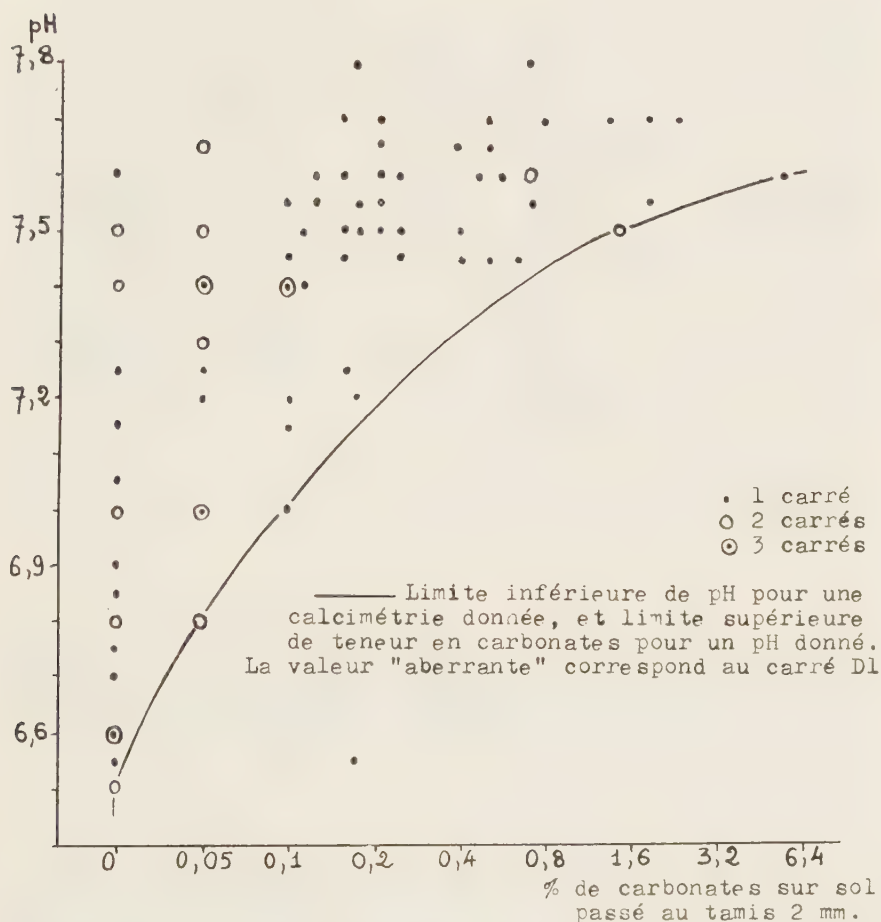


FIG. 8. — Terrain F : pH en fonction de la calcimétrie, à 5 cm. de profondeur. Teneurs en carbonates portées en coordonnées logarithmiques, la notation pH étant elle-même logarithmique. Le O a été placé arbitrairement.

On constate cependant que deux plantes qui ont la même écologie, c'est-à-dire qui se répartissent de façon semblable vis-à-vis du pH ou de la teneur en carbonates, ne présentent pas forcément un nombre de rencontres particulièrement élevé. En dehors d'autres facteurs écologiques pouvant intervenir, il faut penser à la concurrence vitale.

3. *Concurrence vitale*. Dans les jeunes peuplements, encore très ouverts, les *actions mécaniques* sont assez peu marquées. Elles deviennent plus importantes au sein des peuplements denses de Graminées vivaces, où les germinations sont rares, surtout celles des arbres et celles des annuelles de petite taille. Mais on sait, en particulier depuis les travaux de Guyot et collab., 1950-51, que la concurrence interspécifique peut être d'ordre biochimique, certaines espèces émettant des *excrétas racinaires toxiques*, inhibant les germinations.

TABL. 5-5 ¹	III : 0 % de carbonates	22m
Influence de la	II : 0,05 à 0,2 % de carbonates	38m
calcimétrie	I : plus de 0,2 % de carbonates	30m

ESPECES PREFERANT I :			I	II	III
Medicago minima			■	■	■
Helianthemum nummularium			■	■	■
Muscari comosum			■	■	■
Festuca rubra			■	■	■
Euphorbia Cyparissias			■	■	■
Saxifraga tridactylites			■	■	■
Ajuga genevensis			■	■	■
Brachypodium pinnatum			■	■	■
Galium verum			■	■	■
Erodium Cicutarium			■	■	■
ESPECES PREFERANT II :			I	II	III
Luzula campestris			■	■	■
Vicia hirsuta			■	■	■
Geranium molle			■	■	■
Vicia lathyroides			■	■	■
Arabis Thaliana			■	■	■
Cerastium semidecandrum			■	■	■
Erophila verna			■	■	■
Veronica arvensis			■	■	■
ESPECES PREFERANT II ET III :			I	II	III
Myosotis collina			■	■	■
ESPECES PREFERANT III :			I	II	III
Sedum acre			■	■	■
Rumex Acetosella			■	■	■
Verbascum Thapsus			■	■	■
Crepis virens			■	■	■
Teucrium Chamaedrys			■	■	■

En haut du tableau 5-5^o, lire m² au lieu de m.

Comme exemple d'action mécanique (1), nous prendrons celle des peuplements denses de *Brachypodium pinnatum* du terrain F. Cette espèce a en effet été reconnue comme non toxigène par Guyot et ses collaborateurs (cf. en particulier Becker etc..., 1950-51, Guyot etc..., 1950).

L'étude des « rencontres » entre le Brachypode et les autres espèces permet de distinguer, en nous limitant aux résultats clairement interprétables :

- 1) des plantes beaucoup plus rares sur les aires à Brachypode :

Anthoxanthum odoratum
Bromus mollis

Sedum album
Vicia angustifolia

Le Brachypode ayant une répartition pratiquement indépendante du pH et de la teneur en calcaire, comme nous l'avons vu, la rareté de ces espèces là où il vit n'est pas en rapport avec une écologie opposée à la sienne, mais peut être légitimement attribuée à la concurrence mécanique.

1. A défaut d'un terme mieux approprié, j'appellerai ici « concurrence mécanique » celle qui résulte de l'occupation du sol par une plante vigoureuse, éliminant les autres espèces par une action non toxique. Cette « concurrence mécanique » comprend donc à la fois l'action étioiante (arrêt de la lumière) et les modifications du sol (appauvrissement en eau, en certains éléments chimiques...).

2) des plantes plus abondantes dans les aires à Brachypode :

<i>Cerastium cæspitosum</i>	+ <i>Myosotis collina</i>
+ <i>C. semidecandrum</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
<i>Crepis virens</i>	<i>Rumex Acetosella</i>
+ <i>Erophila verna</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	+ <i>Veronica arvensis</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	

Ces espèces craignent moins que les autres la concurrence par le Brachypode, soit à cause de leurs hautes tiges, soit, pour plusieurs annuelles, parce qu'elles sont capables, au contraire, de donner de très petits individus nains persistant longtemps dans les vides de la Graminée vivace (espèces marquées +). Il semble d'autre part que ces plantes résistent plus difficilement à la concurrence des espèces éliminées par le Brachypode (citées plus haut), ou bien ont une écologie opposée (*Euphorbia* et *Anthoxanthum*, par ex.).

Parmi les espèces toxigènes citées par Guyot et collab., 1950-51, l'Hélianthème est abondant par endroits sur F, y formant des peuplements denses. Les espèces suivantes sont particulièrement rares sur les aires qu'il occupe :

<i>Arabidopsis Thaliana</i>	<i>Luzula campestris</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
<i>C. semidecandrum</i>	<i>Rumex Acetosella</i>
<i>Erophila verna</i>	<i>Trifolium arvense</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Vicia angustifolia</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>V. hirsuta</i>

c'est-à-dire douze espèces, contre quatre éliminées par le Brachypode.

Quatre espèces seulement sont plus fréquentes dans les aires à Hélianthème. Ce sont :

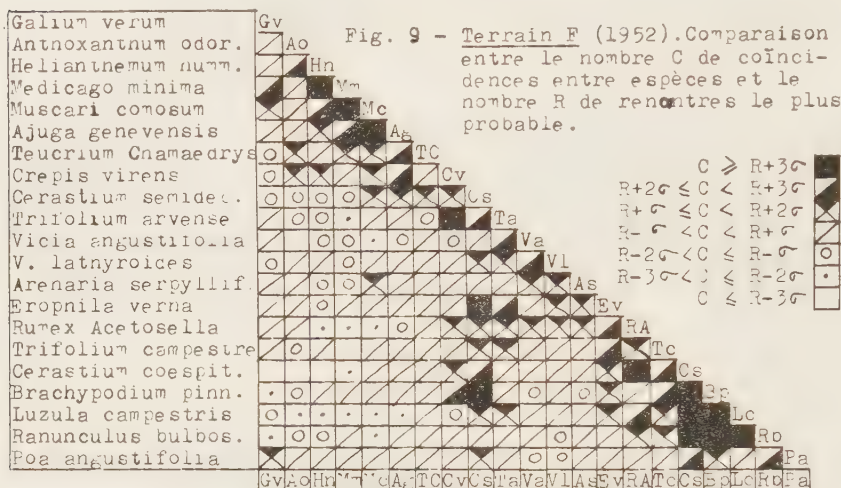
<i>Ajuga genevensis</i>	<i>Medicago minima</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Muscari comosum</i>

Elles résistent donc à l'intoxication par l'Hélianthème, s'installant en abondance dans les espaces nus créés par l'élimination des autres espèces, comme on peut le voir facilement. On peut constater aussi que ces plantes ont en général la même écologie que l'Hélianthème, mais ce n'est pas obligatoire, puisque l'*Anthoxanthum odoratum* est observé ici.

On voit que les multiples interactions entre les végétaux, et entre ceux-ci et le sol, doivent inciter à une interprétation prudente des anomalies de répartition. Cependant, ces anomalies peuvent permettre de découvrir des affinités ou des discordances insoupçonnées. Si une vérification sur le terrain s'impose dans tous les cas, j'ai constaté qu'il était exceptionnel que cette vérification ne confirme pas le calcul statistique ; celui-ci permet ainsi de distinguer, parmi les rencontres observées sur le terrain, celles qui sont accidentelles et celles qui correspondent à de véritables groupements.

Il est possible de rassembler tous les résultats précédents sur un tableau à double entrée, suivant une méthode voisine de celle de l'analyse différencielle de Czekanowski telle qu'elle est exposée dans Guinochet, 1955. Les espèces sont classées de telle façon que les signes indiquant les coïncidences les plus nombreuses soient le plus près possible de la diagonale du tableau (fig. 9). On voit apparaître alors un certain nombre de groupements élémentaires, d'ailleurs reliés entre eux par des transitions.

A titre d'exemple, voici ce que l'on obtient en analysant le peuplement F, par cette méthode, en 1952 (fig. 9), et comment on peut interpréter les résultats obtenus.



On remarquera, tout d'abord que la concentration vers la diagonale des couples à coïncidences maximum n'est pas en apparence la meilleure ; en fait, de très nombreux essais de permutation m'ont permis de choisir, parmi toutes les solutions approchées, la plus facile à interpréter. Il est surtout essentiel de souligner que, quelle que soit la solution retenue, les résultats sont les mêmes : on voit toujours apparaître, dans un ordre qui seul peut varier, des groupements semblables, assez homogènes, que nous retrouvons en portant sur un tableau (exemple, tabl. 6), les espèces les plus remarquables par leur répartition irrégulière.

Ce tableau permet de constater, avant toute étude des groupements, que ceux-ci peuvent parfois se superposer. Cela n'a rien d'étonnant : puisque nous avons fait porter notre étude sur *tous* les carrés délimités sur le terrain F, il est normal que certains de ceux-ci, sur la limite de deux groupements, portent la végétation de l'un et de l'autre. C'est aussi à ce fait qu'il faut attribuer la difficulté de grouper les signes du tableau à double entrée (fig. 9). Cependant, je n'ai pas voulu, dès l'abord, éliminer des calculs les carrés qui semblaient hétérogènes, car cela revenait à donner *a priori* à certains groupements, bien visibles, de plantes sociales, une importance qu'ils n'avaient peut-être pas, alors qu'il s'agit justement de constater si ces groupements sont statistiquement valables.

On remarquera que cette étude statistique permet justement de déceler en général les carrés où deux groupements se superposent, c'est-à-dire qu'elle permet d'interpréter même des relevés hétérogènes. En revanche, le tableau 6 ne renferme pas les carrés à flore « pauvre », c'est-à-dire à peu près dépourvus des espèces citées, que l'on peut interpréter comme des aires de transition où se superposent les marges très appauvries de plusieurs groupements.

On voit que le lien entre les groupements ainsi déterminés et les facteurs écologiques considérés n'est pas très étroit : il est possible que d'autres facteurs édaphiques interviennent ; d'autre part, ces groupements résultent aussi d'interactions entre végétaux. Ils peuvent représenter en particulier des stades de l'évolution de la végétation sur des sols identiques (ex. groupe 3 et 5).

Dans ce qui suivra, je me contenterai d'indiquer les résultats quand ils seront uniquement la conséquence de l'application des méthodes exposées ci-dessus, en particulier pour ce qui concerne le terrain F.

IV. — LES FAITS OBSERVÉS

(ÉTUDE SPÉCIALE DES PEUPELEMENTS)

Je décris ici l'évolution de la végétation de chaque terrain considéré seul. Les autres surfaces étudiées font éventuellement partie de son environnement, de la même façon que la végétation spontanée voisine, en particulier comme point de départ de nouvelles espèces.

Il n'a pas été possible d'éviter ici les listes floristiques (1), seul moyen de donner une image fidèle des peuplements. Un *plan uniforme* et quelques *signes conventionnels* ont été utilisés :

1° *Circonstances de la mise en place et environnement.*

2° *Peuplement de chaque année.*

a) Aspect et structure de la végétation.

b) Liste des espèces par ordre de fréquence décroissante. La fréquence maximum est rappelée au début (ex : Fr./42 signifie que le nombre total de surfaces-unités sur le terrain étudié est de 42), les valeurs entre parenthèses indiquant une plante non fleurie. Viennent ensuite les coefficients d'abondance-sociabilité définis plus haut, quand ils possèdent une signification. Pour éviter de longues listes et des redites, les espèces de fréquence faible (inférieure ou égale au 1/10 de la fréquence maximum) et représentées par des individus isolés, ne seront pas portées sur ces listes. Mais on les retrouvera *toutes* sur les listes générales des tableaux, à la fin de chaque chapitre.

c) Spectre biologique (SB = spectre brut, SC = spectre corrigé). Les espèces fugaces, de rôle négligeable dans le peuplement, sont exclues du calcul.

d) Évolution qualitative du peuplement.

— Espèces disparues.

— Espèces en régression, dont la *fréquence* a nettement diminué.

— Espèces en progression.

— Espèces nouvelles : pour les terrains artificiels du laboratoire, l'origine *probable* de chaque nouvelle venue est indiquée, c'est-à-dire le lieu le plus proche où la plante a été fertile l'année précédente. Ce lieu peut être une autre surface étudiée, sinon les abréviations suivantes ont été utilisées :

1. Les listes générales annuelles sont données par ordre de fréquence décroissante ; toutes les autres sont par ordre alphabétique.

Pel. : Pelouse sèche à 15-20 m à l'W des terrains du Laboratoire.

Sar. : Cultures sarclées entre *Pel.* et ces terrains.

Luz. : Prairie artificielle (Luzerne) au contact immédiat et à l'E des mêmes terrains.

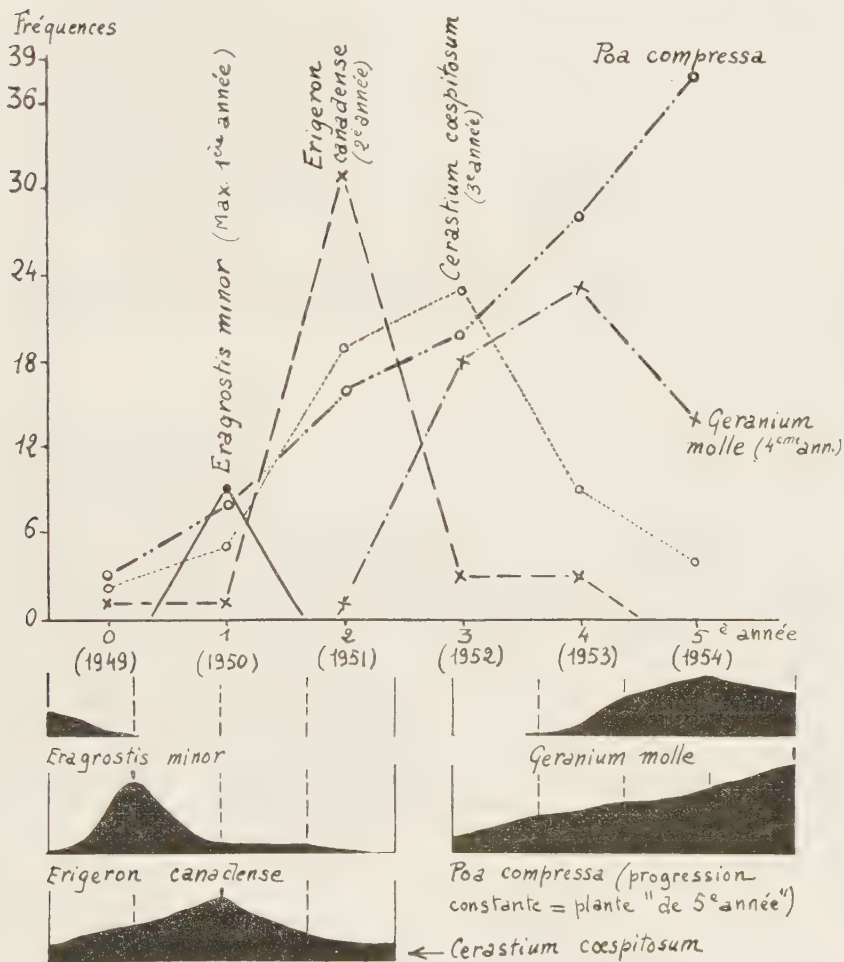


FIG. 10. — Exemples de variations successives de fréquences sur C. En haut : variations de fréquence ; en bas : graphiques correspondants (Cf. fig. 12, 14, 16, 18, 22, 25, 28 et 33).

P. : Arbres du parc (25-50 m).

For. : Forêt voisine (100 m à l'W).

Chem. : Chemin et friches « armées » en bordure de la voie ferrée.

R (1952), signifie la réapparition d'une plante disparue après 1952, soit qu'il s'agisse d'un réensemencement de l'extérieur, soit de semences

« dormantes », soit d'une plante restée inaperçue, malgré les relevés minitieux.

3° Caractères généraux de chaque peuplement.

Ici s'impose une première comparaison avec les autres terrains étudiés, permettant de distinguer :

a) Les espèces spéciales, surtout intéressantes si elles sont dynamiques et abondantes.

b) Les caractéristiques négatives, c'est-à-dire les plantes absentes ou fugaces dans le terrain considéré, et répandues dans les autres. Les fugaces sont les plantes qui ont disparu sans fleurir. Ne sont comptées ici, comme caractéristiques négatives, que des espèces capables normalement de résister à la concurrence, ce que l'on peut vérifier par l'examen des autres terrains. Exemple : *Carpinus Betulus* est fugace sur A, alors qu'il se maintient et grandit dans des peuplements au moins aussi denses sur C et H.

La dominance successive des espèces est ensuite indiquée. Elle permet de caractériser les stades de chaque peuplement. Une plante de seconde année, par exemple, est celle qui présente à cette date un important et net maximum de fréquence (fig. 10).

L'évolution de chaque peuplement, ainsi caractérisée, est résumée dans un tableau.

Cette évolution peut être caractérisée quantitativement par le coefficient de stabilité : c'est le coefficient de communauté de Jaccard, 1902-1914 calculé entre deux stades successifs d'un peuplement. Plus ce coefficient est élevé, plus le peuplement est stable : son augmentation traduit l'évolution vers un équilibre stable ; sa diminution, ou une valeur constamment basse, exprime un état de déséquilibre, avec renouvellement important de la population végétale. Ici, les espèces réapparues ont été considérées comme s'étant maintenues dans le peuplement : elles ont pu échapper aux recherches ou subsister sous forme de semences dormantes.

Les variations du spectre biologique, les variations quantitatives des espèces disparues et nouvelles, sont ensuite indiquées et interprétées.

Une liste générale des espèces est enfin donnée. Les fugaces sont indiquées par ° et leur fréquence est entre parenthèses. Le signe ? indique la présence très probable, quoique non constatée, d'une plante vivace qui a fleuri l'année suivante : par exemple, une Graminée indéterminable à l'état jeune et non repérable à cause de la densité du peuplement. Il a été impossible de tenir compte de ces espèces dans le calcul du spectre biologique.

A. — Terrains du Laboratoire.

Les terrains étudiés ici ont été mis en place dans une parcelle cultivée régulièrement en fleurs et légumes depuis plusieurs années, et en particulier en Pommes de terre en 1949. Ces cultures sarclées limitent les terrains, sauf à l'E (voir phot. 3 et 9). Les espèces « spontanées » suivantes y croissent en abondance chaque année :

Capsella Bursa-pastoris
Chenopodium album
Digitaria sanguinalis
Eragrostis minor
Papaver dubium

Papaver Rhœas
Poa annua
Senecio vulgaris
Setaria viridis
Stellaria media

D'autres, en général beaucoup moins répandues, ont une abondance-sociabilité très variable selon les années (1) :

<i>Amarantus retroflexus</i>	<i>Oxalis stricta</i>
<i>Anagallis phænicea</i>	<i>Papaver Argemone</i>
<i>Anchusa arvensis</i>	<i>Polygonum Persicaria</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Portulaca oleracea</i>
<i>Chænorrhinum minus</i>	<i>Raphanus Raphanistrum</i>
<i>Chenopodium hybridum</i>	<i>Sinapis arvensis</i>
<i>Ch. striatum</i>	<i>Solanum nigrum</i>
<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Urtica urens</i>
<i>Fumaria officinalis</i>	<i>Valerianella olitoria</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Veronica agrestis</i>
<i>L. purpureum</i>	<i>V. arvensis</i>
<i>Lapsana communis</i>	<i>V. hederæfolia</i>
<i>Mercurialis annua</i>	<i>V. persica</i>

mêlées à quelques espèces isolées, échappées de cultures : *Asparagus officinalis*, *Delphinium Ajacis* et *Viola hortensis*. Sur le sol fraîchement remué s'observe constamment une minuscule Hépatique du genre *Sphærocarpus*.

Cette végétation est un exemple typique de la flore des cultures sarclées (Allorge, 1922, Jovet, 1949, etc...) ; la seule particularité est l'abondance d'*Eragrostis minor*, venue de la voie ferrée toute proche.

A la limite E des terrains étudiés, une prairie sèche résulte de l'abandon des cultures en 1947, avec ensemencement en Luzerne (parcelle « Luz »). Au S, à 5 m des terrains J1 et S, l'abandon des cultures date de 1925, et à l'W, à 15-20 m, de 1905. Ces deux parcelles S et W ont une végétation semblable, où dominent les plantes xérophiles-psammophiles de soleil ou d'ombrage léger, formant une pelouse fauchée (parcelle « Pel »), ombragée de quelques arbres (Cerisiers, un peu plus loin *Acer sp. pl.* et Robiniers ; plus loin encore, au contact du parc et de la forêt, Ormes, Charmes, Chênes...). Près de la façade E du laboratoire, cette pelouse est plus rase, et tend vers un *Corynephoretum*. Aucun des arbres cités ne diminuait l'ensoleillement des terrains étudiés, sauf en fin de journée (moins d'1 h d'ombre).

En raison du nombre considérable de plantes qui peuplent les parcelles « Luz » et « Pel », j'indiquerai d'abord les espèces qui ont participé au repeuplement des terrains étudiés :

	« Luz » « Pel »			« Luz » « Pel »	
<i>Agrostis interrupta</i>	1.1	+	<i>Crepis setosa</i>	+.1	
<i>A. vulgaris</i>	2.2	+.2	<i>Cr. taraxacifolia</i>	+	+
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.1	+	<i>Cr. virens</i>	1.2	
<i>Asparagus officinalis</i>		+	<i>Erophila verna</i>	1.1	1.1
<i>Bromus mollis</i>	1.2	1.1	<i>Euphorbia Cyparissias</i>		+.1
<i>Br. sterilis</i>	2.3	1.2	<i>Geranium molle</i>	1.2	1.1
<i>Br. tectorum</i>	1.2	1.1	<i>Holosteum umbellatum</i>	1.1	+.1
<i>Campanula Rapunculus</i>		+	<i>Hypericum perforatum</i>	+.1	
<i>Carex glauca</i>		+	<i>Hypochaeris glabra</i>	+.1	
<i>Cerastium cæspitosum</i>	+.1	+.1	<i>Leontodon hispidus</i>		+.1
<i>C. glomeratum</i>	+.1		<i>Luzula campestris</i>	+	1.1
<i>C. semidecandrum</i>	2.2	+.2	<i>Medicago Lupulina</i>	+	1.2

1. Plus d'innombrables semences d'autres espèces, qui ne sont visibles en général qu'après abandon des cultures, quand elles germent ; ces germinations sont ensuite détruites lors des labours.

	« Luz »	« Pel »		« Luz »	« Pel »
<i>M. sativa</i>	2.2		<i>Sanguisorba minor</i>	+ .2	+
<i>Melandryum album</i>		+	<i>Saxifraga tridactylites</i>	1.2	+
<i>Minuartia tenuifolia</i>	+ .1	+ .1	<i>Senecio Jacobæa</i>	+ .1	
<i>Myosotis collina</i>	1.2	+	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>		+
<i>Poa angustifolia</i>	+	1.1	<i>Tragopogon pratense</i>		+
<i>P. annua</i>	+ .2		<i>Trifolium arvense</i>	+ .1	1.1
<i>P. compressa</i>	+ .1	1.1	<i>Tr. campestre</i>	1.2	1.2
<i>P. nemoralis</i>		1.1	<i>Tr. minus</i>	+	+
<i>P. trivialis</i>	+ .1	1.2	<i>Valerianella olitoria</i>	+ 1	
<i>Reseda lutea</i>	+ .1	+	<i>Verbascum Thapsus</i>		+
<i>Rumex Acetosella</i>	+ .1	1.2	<i>Veronica arvensis</i>	+ .1	
<i>R. crispus</i>		+	<i>V. persica</i>	+ .1	
<i>Sagina apetala</i>	+ .1		<i>Vicia hirsuta</i>	1.2	+

Parmi les nombreuses autres espèces, certaines n'avaient pas encore peuplé les terrains étudiés en 1954, bien que très abondantes ou susceptibles de donner des semences légères et nombreuses ; elles sont seules indiquées ici (beaucoup sont d'ailleurs apparues sur les terrains « naturels » situés en forêt) :

	« Luz »	« Pel »		« Luz »	« Pel »
<i>Achillea Millefolium</i>	+	+	<i>Hypochaeris radicata</i>	+	1.1
<i>Agrostis alba</i>		+ .1	<i>Lamium purpureum</i>	+	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+ .1	2.2	<i>Lolium perenne</i>	2.2	+
<i>Arabidopsis Thaliana</i>	+ .1	+	<i>Loiis corniculatus</i>	+	+
<i>Ajuga genevensis</i>		1.1	<i>Milora minima</i>	1.1	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2.2	2.2	<i>Oenothera biennis</i>	+	+
<i>Avena pubescens</i>	1.1	1.1	<i>Ophrys araneifera</i>		+
<i>Bromus erectus</i>	+	1.2	<i>Orchis Morio</i>		+
<i>Brunella vulgaris</i>	+	+	<i>Plantago lanceolata</i>	+	+
<i>Campanula rotundifolia</i>		+	<i>Poa bulbosa</i>		1.1
<i>Carex caryophyllea</i>	+	1.1	<i>Potentilla verna</i>		2.2
<i>C. ericetorum</i>		1.1	<i>Ranunculus bulbosus</i>	+	1.1
<i>Chrysanthemum Leucanthemum</i>	+	+	<i>Scherardia arvensis</i>	1.1	1.1
<i>Corynephorus canescens</i>		+	<i>Sedum acre</i>		2.2
<i>Erodium Cicutarium</i>	+	1.1	<i>S. Forsterianum</i>		1.1
<i>Festuca capillata</i>		+	<i>Trifolium repens</i>	1.1	+
<i>F. duriuscula</i>		1.1	<i>Trisetum flavescens</i>	+	1.1
<i>F. rubra</i>		1.1	<i>Thymus Serpyllum</i>		1.1
<i>Gallium Mollugo</i>	1.1	+	<i>Veronica prostrata</i>		+
<i>Hieracium Pilosella</i>		2.2	<i>Vicia angustifolia</i>	1.1	1.1

Les Muscinées sont assez nombreuses ; les espèces suivantes forment de larges plaques :

<i>Abietinella abietina</i>	<i>Hypnum cupressiforme</i>
<i>Barbula</i> sp. pl.	<i>Phascum</i> sp.
<i>Camphothecium lutescens</i>	<i>Pleurochæte squarrosa</i>
<i>Ceratodon purpureus</i>	<i>Pseudoscleropodium purum</i>
<i>Bryum argenteum</i>	<i>Rhacomitrium canescens</i>
<i>Ctenidium molluscum</i>	<i>Tortula ruraliformis</i>

Ce sont des psammophytes xérophiles de sols calcaireux ou décalcifiés mais peu acides (Gaume, 1928-1935, Jovet, 1949, Doignon, 1947).

Le chemin qui longe la voie ferrée porte sur ses bords de très nombreuses espèces de « friches armées » et de buissons secs, en plus de beaucoup des espèces précédentes. Très peu des plantes qui lui sont particulières ont gagné les parcelles étudiées ; il en est de même pour les espèces forestières voisines. Les quelques exceptions seront indiquées au cours de l'étude des peuplements.

I. — PEUPELEMENTS DU TERRAIN C.

ANNÉE 1949.

Sol artificiel mis en place fin septembre. Végétation très discrète durant tout l'hiver, à degré de recouvrement négligeable. Le relevé suivant a été effectué en décembre (1) :

		Fr./39		Origine
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	15	1. 1	Luz
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	(10)	+ .1	»
»	<i>Papaver dubium</i>	(4)		Sar
H	<i>Rumex Acetosella</i>	(4)		Luz
»	<i>Poa compressa</i>	(3)		»
»	<i>Cerastium caespitosum</i>	(2)		»
T	<i>Lamium amplexicaule</i>	(6)		Sar
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	(1)		Sar
»	<i>Erigeron canadensis</i>	(1)		»
H	<i>Hypericum perforatum</i>	(1)		Luz
T	<i>Papaver Rhœas</i>	(1)		Sar
»	<i>Poa annua</i>	(1)		Luz
H	<i>P. trivialis</i>	(1)		»
T	<i>Stellaria media</i>	1		Sar

plus un *Veronica* sp. cf. *arvensis* et quelques germinations de Graminées, disparues sans fleurir. A l'exception de ces dernières plantes, les espèces citées ci-dessus ont été déterminées grâce au relevé sur plan (cf. p. 15). Je puis également affirmer qu'aucune autre espèce n'était visible, même sous forme de la plus petite germination.

On voit que deux espèces seulement étaient fleuries en décembre. Parmi les autres, deux individus de *Papaver dubium* ont très rapidement disparu, ainsi que la totalité des *Rumex Acetosella* (8 rosettes) et *Erigeron canadense* (1 rosette).

Toutes les espèces observées possédaient des porte-semences à moins de 4 m (moins de 1 m pour plus de la moitié). La plupart ont des semences légères (anémochores selon Molinier et Muller, 1938). Aucun autre mode de dissémination ne semble être entré en jeu, au moins à cette date.

Signalons enfin qu'en octobre, une pluie violente a fait apparaître en certains points de C un faciès sableux calcaire, distinct en 1950, et qui a eu une certaine importance dans le peuplement de première année.

ANNÉE 1950.

Le peuplement 1950 a été longtemps très ouvert (photo 1) ; le développement du tapis végétal, lent au début mais progressivement accéléré, a été marqué par les faits suivants :

1° Développement rapide des Thérophytes déjà installées, dont certaines (*Arenaria serpyllifolia*, *Capsella Bursa pastoris*...) sont capables de donner avant l'automne plusieurs générations, à successions rapides. Naturellement, des semences de ces mêmes espèces ont pu venir de l'extérieur.

1. Types biologiques : T = thérophytes ; H = hemicryptophytes (H2 = bisannuelles) ; G = géophytes ; Ch = chaméphytes ; P = phanérophytes. Les fréquences entre parenthèses désignent les espèces dont aucun individu n'est fleuri. L'origine indiquée est la plus probable, c'est-à-dire l'endroit où se trouvait le porte-graines le plus proche du terrain étudié.

2° Développement lent, et au début presque insensible, des espèces vivaces. Aucune, même *Poa compressa*, ne formait de tache dense en fin d'année.

3° Apparition de nouvelles plantes, certaines (*Senecio vulgaris*) à multiplication rapide, et donnant aussi des générations multiples.



FIG. 1. — Parcelle C début mai 1950. Au fond, rosettes de *Papaver dubium* de l'automne ; au milieu, *Arenaria serpyllifolia* ; « faciès sableux » au premier plan et au fond à droite. Peuplement clairsemé.

a) Population totale :

		Fr./39	(1)
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	20	2.1
»	<i>Setaria viridis</i>	17	2.1
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	14	1.1
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(14)	
T	<i>Senecio vulgaris</i>	13	1.1
»	<i>Digitaria sanguinalis</i>	10	1.1
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	9	1.1
»	<i>Eragrostis minor</i>	9	
H	<i>Poa compressa</i>	(8)	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(8)	
T	<i>Chenopodium album</i>	7	
»	<i>Stellaria media</i>	7	
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	(5)	
»	<i>Cerastium cæspitosum</i>	5	
T	<i>Papaver dubium</i>	5	

Plus : 15 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (9 T, 4 H, 2 P).

Spectre biologique :

	T	H	P	
SB	65,5	20,7	13,8	%
SC	73,4	13,8	12,8	%

Notons que seules les annuelles ont fleuri. La relative abondance des germinations d'arbres (*Carpinus* en particulier) est remarquable.

1. Les fréquences et les coefficients d'abondance et sociabilité correspondent au maximum de densité du peuplement (fin de l'été).

b) Influence de la finesse des matériaux calcaires en surface :

La population végétale des deux « faciès » (sable et gravier grossier calcaires), présente des différences qualitatives et quantitatives importantes.

1^o Espèces localisées au faciès sableux :

<i>Amarantus retroflexus</i>	<i>Ch. striatum</i>
<i>Acer Negundo</i>	<i>Prunus avium</i>
<i>Chenopodium album</i>	

2^o Espèces plus nombreuses dans le faciès sableux :

<i>Agrostis vulgaris</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Anagallis phænicea</i>	<i>P. compressa</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Eragrostis minor</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Oxalis stricta</i>	<i>Stellaria media</i>

soit, pour ces deux catégories, 76,5 % de thérophytes.

3^o Espèces également répandues dans les deux faciès :

<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Euphorbia Cyparissias</i>
<i>Carpinus Betulus</i>	<i>Ulmus campestris</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	

4^o Espèces plus nombreuses dans le faciès grossier :

<i>Cerastium caespitosum</i>	<i>Papaver dubium</i>
<i>C. semidecandrum</i>	<i>P. Rhæas</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Poa trivialis</i>

Une seule espèce est localisée au faciès grossier, probablement de façon accidentelle : *Erigeron canadensis* (1). Si on la joint à la dernière catégorie, on trouve 57 % de thérophytes : elles y sont donc plus rares, mais aussi moins vigoureuses, à la seule exception des *Papaver*. Le tableau 7, qui résume les résultats obtenus à l'aide des relevés sur plan, permet d'ailleurs de préciser l'influence de chaque faciès.

TABL. 7 - Influence de la granulométrie du calcaire en surface		
	Faciès :	
	sableux	grossier
Nombre d'espèces :		
-total	28	24
-annuelles	19	17
-herbacées vivaces	5	5
-germinations d'arbres	4	2
-spéciales ou plus abondantes	17	7
Densité (nombre d'individus par surface-unité)	13	5
Proportions % de pertes constatées	4	23

On voit que le faciès grossier paraît moins propice au peuplement. Nous remarquerons cependant, comme le montre la photo 1, que c'est sur lui que sont apparues les premières plantes. D'autre part, à la fin de 1950, il ne subsistait aucune différence entre la population des deux faciès, devenus peu distincts par entraînement des parcelles calcaires les plus fines.

1. Sans tenir compte du fugace *Asparagus officinalis*.

Origine des espèces :

Aux plantes de l'automne 1949, qui ont généralement progressé, se sont ajoutées les espèces suivantes, venues, les unes des cultures :

Amarantus retroflexus
Anagallis phænicea
Chenopodium album
Ch. striatum
Digitaria sanguinalis

Eragrostis minor
Oxalis stricta
Senecio vulgaris
Setaria viridis

d'autres de la « Luzerne » :

Agrostis vulgaris

Saxifraga tridactylites

d'autres enfin de la pelouse et des arbres voisins :

Acer Negundo
Asparagus officinalis
Carpinus Betulus

Euphorbia Cyparissias
Prunus avium
Ulmus campestris



PHOTO 2. — Parcelle C en novembre 1950. Couverture morte de *Papaver* sp. ; nombreuses germinations et rosettes de *Cerastium* sp. pl., *Arenaria serpyllifolia*, *Viola hortensis* (à droite), sur le « faciès grossier ».

Seules les plantes de cette dernière catégorie avaient leurs porte-graines à des distances supérieures à 5 m : 10-20 m pour les herbacées, 15-40 m pour les arbres.

En résumé, ce peuplement est riche en annuelles de cultures sarclées et de moissons : les premières (Chénopodes...) aux points où le calcaire

est sableux, les secondes (*Papaver...*) surtout dans les parties formées de gravier calcaire. Cependant, des vivaces, encore non fleuries, sont déjà en place ; parmi elles, les germinations d'arbres sont fréquentes, et elles se sont maintenues les années suivantes. Toutes ces plantes, à l'exception de l'*Arenaria serpyllifolia* et des *Papaver*, sont de dimensions nettement inférieures à la normale.

Dès l'automne, les annuelles ont donné une couverture morte, qui ne s'est pas décomposée avant le printemps suivant, et a joué, par sa répartition inégale, un rôle sélectif important. Quand elle était très dense, elle n'a laissé subsister que les plantes à tige ascendante (*Senecio vulgaris...*), ou les Graminées vivaces dont les feuilles se dressaient entre les tiges desséchées. Plus clairsemée, elle a protégé au contraire d'innombrables germinations d'annuelles (phot. 2). De larges espaces restaient dénudés : les germinations pré-hivernales y furent rares ; la seule expansion notable fut celle des Graminées vivaces, progressant lentement par leurs rhizomes, mêlées aux rameaux rampants issus des touffes d'*Hypericum*.

On voit que les hasards du peuplement initial ont une très grande importance sur le développement de la végétation ultérieure. Au contraire, les différences de structure en surface ont joué un rôle négligeable : les germinations étaient au moins aussi abondantes sur le sol à gros éléments (cf. phot. 2) ; d'ailleurs, le « faciès sableux » était à peu près indistinct dès le printemps suivant.

ANNÉE 1951.

Sur le sol de structure maintenant uniforme, où les gros éléments calcaires sont très apparents, se développe au printemps une végétation très inégalement répartie, localement dense aux points où les germinations hivernales étaient nombreuses, mais qui a gagné progressivement toute la parcelle C. Je donnerai plus loin quelques détails sur cette expansion.

		Fr./39	
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	33	2.1
»	<i>Erigeron canadensis</i>	31	1.1
»	<i>Setaria viridis</i>	29	2.2
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	24	1.1
H	<i>Cerastium cæspitosum</i>	19	2.2
»	<i>Poa compressa</i>	16	2.3
T	<i>Papaver Rhæas</i>	15	2.1
»	<i>Poa annua</i>	14	1.1
»	<i>Senecio vulgaris</i>	13	1.1
»	<i>Stellaria media</i>	11	1.1
»	<i>Veronica arvensis</i>	11	1.1
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(10)	
T	<i>Saxifraga tridactylites</i>	9	
»	<i>Oxalis stricta</i>	8	
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	6	+ .3
T	<i>Crepis virens</i>	6	
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	6	
T	<i>Holosteum umbellatum</i>	6	
»	<i>Lamium amplexicaule</i>	6	
P	<i>Acer Negundo</i>	(5)	
T	<i>Anagallis phænicea</i>	5	
»	<i>Trifolium campestre</i>	5	

Plus : 25 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (12 T, 7 H, 6 P).

Deux espèces introduites (cf. chap. VI, p. 261) se sont maintenues les années suivantes : *Alyssum calycinum* et *Erodium Cicutarium* (toutes deux de fréquence 1).

Spectre biologique (introduites comptées, fugaces exclues) :

	T	H	P
SB	65,2	21,7	13,1 %
SC	76,8	17,1	6,1 %

La fréquence élevée et le grand nombre des annuelles ne doit pas faire penser à un peuplement très dense ; la plupart des espèces, notamment *Arenaria serpyllifolia*, *Cerastium semidecandrum*, *Veronica arvensis*, sont uni- ou pauciflores ; leur taille, très réduite généralement, augmente un peu sous le couvert dense des plantes sèches de l'an dernier. Les espèces vivaces au contraire, bien qu'occupant des surfaces réduites, se développent vigoureusement, surtout les *Poa sp. pl.* ; *Poa compressa* possède des rejets lâches et peu éliminateurs, contrairement à *Agrostis vulgaris* dont le gazon serré ne tolère que peu de concurrents. Une vigoureuse touffe d'*Hypericum perforatum* envoie, à la base d'une haute hampe florifère, des rameaux horizontaux également très éliminateurs.

Les arbres ont en général un faible développement mais se maintiennent à l'exception des Ormes (65 % de disparition par rapport à 1950). Cependant, en raison de leur faible dimension, ils sont de plus en plus concurrencés par les plantes herbacées.

Évolution.

a) espèces disparues :

Amarantus retroflexus
Chenopodium album

Chenopodium striatum
Eragrostis minor

Ce sont des annuelles de cultures sarclées. Leur disparition est due en partie à la concurrence, en partie à la disparition du substrat sableux qui leur était le plus favorable. D'ailleurs, ces plantes n'avaient joué qu'un rôle négligeable dans le peuplement 1950, à l'exception de l'*Eragrostis minor* et du *Chenopodium album*.

b) espèces en régression :

Capsella Bursa-pastoris
Digitaria sanguinalis

Papaver dubium
Ulmus campestris

Ce sont aussi des annuelles de culture, sauf *Ulmus*, dont les germinations ont disparu là où le peuplement herbacé était le plus dense.

c) espèces en progression :

Acer Negundo
Cerastium cæspitosum
+ *C. semidecandrum*
Erigeron canadensis
Euphorbia Cyparissias
+ *Lamium amplexicaule*

Oxalis stricta
Papaver Rhæas
+ *Poa annua*
P. compressa
+ *Saxifraga tridactylites*
Setaria viridis

Ce sont, soit des espèces vivaces, soit des annuelles capables, par leurs hautes tiges, de résister à la concurrence. Quelques annuelles naines (+) ont surtout activement colonisé les espaces restés nus en 1950.

d) espèces nouvelles :

Certaines sont venues de la « Luzerne » voisine :

Agrostis interrupta
Bromus mollis
Crepis setosa

Erhopila verna
Geranium molle
Senecio Jacobæa

Ce sont presque toutes des annuelles, qui se sont implantées dans la partie clairsemée du peuplement. Il n'y a aucune raison, sinon le hasard, pour qu'elles ne soient pas arrivées en 1950, car elles sont répandues sur la parcelle « Luz » au contact même du terrain C. Seul, *Senecio Jacobæa* (vivace), a franchi au moins 10 m avant d'apparaître dans une partie assez dense de C.

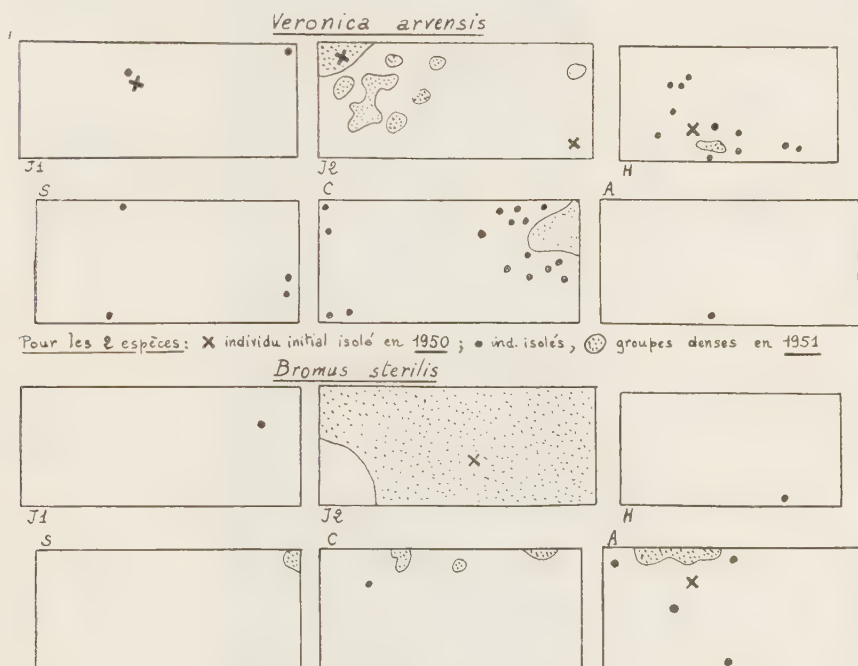


FIG. 11. — Exemple de recherche de l'origine probable de deux espèces annuelles, sur les terrains du Laboratoire.

Viola hortensis est venue de la plate-bande sarclée (4-5 m).

Poa nemoralis se trouve à 60 m au minimum, dans la pelouse du parc touchant à la forêt. Il est possible cependant que ses semences aient été mêlées au calcaire, cette Graminée étant commune autour de la carrière qui a fourni le substrat de la parcelle C.

Acer sp. pl., *Robinia*, viennent du parc ; ce sont les arbres les plus proches.

Enfin, beaucoup d'espèces sont venues probablement des terrains expérimentaux voisins :

	Origine :		
<i>Bromus sterilis</i>	A, J2	<i>Melandryum album</i>	S
<i>Crepis virens</i>	H	<i>Trifolium campestre</i>	J1
<i>Delphinium Ajacis</i>	S	<i>Veronica arvensis</i>	J1, J2 ou H
<i>Holosteum umbellatum</i>	A, J	<i>Vicia hirsuta</i>	J1
<i>Medicago Lupulina</i>	J2		

plus une rosette de *Sonchus oleraceus* (de H ou de A), très rapidement disparue.

Ces plantes pourraient avoir pour origine la végétation « spontanée » ; mais les terrains expérimentaux, non fauchés, fournissent certainement un contingent de semences beaucoup plus élevé : la plupart des plantes citées ici sont apparues par taches, à proximité des porte-graines correspondants, et des semis intermédiaires pouvaient s'observer dans les allées séparant les terrains étudiés. Deux exemples (fig. 11) montrent comment on peut retrouver l'origine très probable de beaucoup d'espèces.

ANNÉE 1952.

Les observations faites l'hiver précédent restent valables ; cependant, la couverture morte a été beaucoup moins dense, et peu éliminatrice.

Le peuplement 1952 est presque continu, avec quelques taches clair-semées dans sa partie centrale (photo 3). Les parties les plus peuplées ont une végétation moins vigoureuse que l'année précédente (phot. 3).

		Fr./39	
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	29	2.2
H	<i>C. caespitosum</i>	26	2.2
T	<i>Vicia hirsuta</i>	26	1.1
»	<i>Veronica arvensis</i>	24	1.2
H	<i>Medicago Lupulina</i>	22	2.2
»	<i>Poa compressa</i>	20	2.3
T	<i>Geranium molle</i>	18	1.1
»	<i>Poa annua</i>	18	1.1
»	<i>Saxifraga tridactylites</i>	16	+ .1
»	<i>Bromus sterilis</i>	15	1.1
H	<i>Poa trivialis</i>	12	+ .2
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	10	
»	<i>Myosotis collina</i>	9	
»	<i>Viola hortensis</i>	9	
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	8	+ .3
T	<i>Bromus mollis</i>	8	
»	<i>Oxalis stricta</i>	7	
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	7	
P	<i>Acer Negundo</i>	(6)	
»	<i>Carpinus Betulus</i>	(6)	
T	<i>Crepis virens</i>	6	
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	6	
P	<i>Acer Pseudoplatanus</i>	(5)	
T	<i>Holosteum umbellatum</i>	5	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(5)	

Plus : 23 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (14 T, 5 H, 4 P).

Spectre biologique (fugaces exclues) :

	T	H	P
SB	62,2	22,2	15,6 %
SC	63,4	30,2	6,4 %



PHOT. 3. — Ensemble des parcelles fin juin 1952. De gauche à droite, en avant : angle de la parcelle S, parcelles C puis A ; derrière : parcelles J1 (en partie visible), J2, H ; au fond : cultures sarclées puis pelouses et arbres du parc.

Si les annuelles sont encore nombreuses, elles sont dans un état physiologique précaire. Beaucoup sont représentées par des individus très petits (2-4 cm.) et uniflores : *Arenaria*, *Cerastium semidecandrum*, ou à une seule inflorescence, et un peu plus élevés (4-7 cm.) : *Bromus* sp. pl., *Senecio vulgaris*. Ceci est particulièrement net quand le peuplement est resté clair ; quand la strate herbacée est plus dense, on observe des individus normaux de presque toutes ces espèces, mêlés à des plantes naines beaucoup plus nombreuses.

Les Graminées vivaces sont devenues très visibles et vigoureuses.

Les autres herbacées vivaces sont souvent de taille réduite. Malgré leur nombre, les « arbres » sont à peine visibles.

Évolution.

a) espèces disparues :

Anagallis phænicea

Crepis setosa

Delphinium Ajacis

Digitaria sanguinalis

Papaver dubium

Robinia Pseudacacia

Setaria viridis

plantes de cultures sarclées, à l'exception d'une accidentelle (Robinier).

b) espèces en régression :

Acer platanoides

Arenaria serpyllifolia

Carpinus Betulus

Erigeron canadensis

Erophila verna

Lamium amplexicaule

Papaver Rhæas

Senecio vulgaris

Stellaria media

Trifolium campestre

Ce sont, d'une part des annuelles de cultures, d'autre part des arbres, dont certaines germinations ont disparu. Les *Carpinus* qui persistent sont surtout apparus en 1950 (fig. 37, p. 206).

c) espèces en progression :

Ce sont des annuelles de haute taille et très fertiles (1) :

Bromus mollis

Br. sterilis

Vicia hirsuta

ou capables de résister efficacement à la concurrence par leurs rameaux florifères dressés (1) :

Geranium molle

Saxifraga tridactylites

Veronica arvensis

Viola hortensis

ou enfin localisées aux points de végétation encore ouverte :

Agrostis interrupta

Alyssum calycinum

Erodium Cicutarium

et des herbacées vivaces, dont les unes se multiplient effectivement par semis :

Cerastium cæspitosum

Medicago Lupulina

Poa trivialis

tandis que plusieurs Graminées vivaces progressaient lentement par leurs rhizomes : *Agrostis vulgaris*, *Poa compressa*, *P. nemoralis*.

1. Souvent mêlées d'individus nains, cf. plus haut.

d) espèces nouvelles :

Une seule : *Cerastium glomeratum* est probablement venue des terrains A, H ou S ; les autres étaient nombreuses dans la parcelle « Luz », à quelques mètres :

Galium sp. (*Mollugo* ?)*Hypochaeris glabra**Myosotis collina**Veronica persica*

Trois de ces plantes, annuelles, ont fleuri. Une seule est apparue par nombreux individus : *Myosotis collina* (= *hispida*) qui est une épizoochore (Molinier et Muller, 1938). Son arrivée est peut-être en rapport avec la présence, pendant l'automne 1951, de quelques campagnols dont les traces ont été observées sur tous les terrains : le *Myosotis* est apparu partout à la même date. C'est sans doute par endozoochorie qu'un *Rubus* est venu sur C ; il existe aux abords de la voie ferrée.

ANNÉE 1953.

Peuplement à peu près fermé : sol rarement visible, recouvert par un tapis muscinal sub-continu quand la végétation phanérogamique est clairsemée. Quelques annuelles, parfois abondantes, sont uniquement représentées par des individus nains (+).

		Fr./39	
H	<i>Poa compressa</i>	28	3.3
T	+ <i>Veronica arvensis</i>	27	1.2
»	+ <i>Geranium molle</i>	23	1.2
H	<i>Medicago Lupulina</i>	23	2.2
T	<i>Bromus sterilis</i>	22	2.2
»	+ <i>Cerastium semidecandrum</i>	21	1.2
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	21	1.1
»	<i>Agrostis vulgaris</i>	19	2.3
T	+ <i>Saxifraga tridactylites</i>	19	1.1
»	+ <i>Arenaria serpyllifolia</i>	17	1.1
»	<i>Bromus mollis</i>	16	1.1
»	+ <i>Myosotis collina</i>	11	
»	+ <i>Trifolium campestre</i>	11	
H	<i>Cerastium cæspitosum</i>	9	
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	9	
T	<i>Papaver Rhæas</i>	7	
H	<i>Poa trivialis</i>	7	+ .2
T	<i>Alyssum calycinum</i>	6	
»	<i>Papaver dubium</i>	6	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(6)	
»	<i>Carpinus Betulus</i>	(5)	

Plus : 22 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (12 T, 5 H, 5 P).

Spectre biologique :

	T	H	G	P
SB	57,1	23,8	2,4	16,7 %
SC	59,1	34,8	0,3	5,8 %

Les Graminées vivaces, avec une annuelle vigoureuse et souvent dense (*Bromus sterilis*) forment l'essentiel du peuplement. Toutes les autres annuelles, ainsi que les « arbres », sont peu visibles.

Évolution.

a) espèces disparues :

Agrostis interrupta
Capsella Bursa-pastoris
Cerastium glomeratum

Erophila verna
Senecio vulgaris
Veronica persica

Ce sont des annuelles de friches et cultures, dont aucune n'avait d'importance dans le peuplement 1952. Deux vivaces ont disparu avant floraison : *Galium* sp. et *Pinus* sp.

b) espèces en régression :

Ce sont des annuelles :

Crepis virens
Lamium amplexicaule
Oxalis stricta

Poa annua
Vicia hirsuta
Viola hortensis

mais également des arbres : *Acer Negundo* et *Pseudoplatanus*. Ici encore, ce sont les premiers implantés (en 1950-51) qui subsistent. Deux vivaces herbacées : *Cerastium cespitosum* et *Poa pratensis* ont aussi fortement régressé, sans raison nettement visible.

c) espèces en progression :

Pour certaines, il s'agit d'une nouvelle expansion après régression en 1951 :

Arenaria serpyllifolia
Papaver Rhæas

Trifolium campestre

Il faut rapprocher de ce fait la réapparition de *Papaver dubium*.

Les autres espèces en progression sont des vivaces ou quelques annuelles à hautes tiges :

Agrostis vulgaris
Alyssum calycinum
Bromus mollis
Br. sterilis

Euphorbia Cyparissias
Poa compressa
Senecio Jacobæa

d) espèces nouvelles :

Bromus tectorum était déjà présent sur toutes les parcelles, et *Poa angustifolia* vient probablement de S.

ANNÉE 1954.

Poa compressa, très dense, couvre presque tout le terrain C, mêlé çà et là de colonies d'*Agrostis vulgaris*, dont les tiges intriquées et étalées sont beaucoup plus éliminatrices. Les annuelles nombreuses, mais discrètes et peu dynamiques, sont localisées à peu près exclusivement en dehors des larges plaques muscinales, qui ont sensiblement progressé. Les jeunes arbres sont assez nombreux mais de faibles dimensions.

		Fr./39	
H	<i>Poa compressa</i>	38	4.4
»	<i>Medicago Lupulina</i>	35	2.2
»	<i>Senecio Jacobæa</i>	24	2.2
T	<i>Vicia hirsuta</i>	22	1.2
»	<i>Veronica arvensis</i>	17	+ .1
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	16	+ .1
»	<i>Agrostis vulgaris</i>	14	2.3

T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	14
»	<i>Geranium molle</i>	14
»	<i>Saxifraga tridactylites</i>	12
»	<i>Bromus mollis</i>	11
H	<i>Hypericum perforatum</i>	9
T	<i>Trifolium campestre</i>	7
»	<i>Bromus sterilis</i>	6
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(5)

Plus : 19 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (6 T, 6 H, 7 P).

Spectre biologique :

	T	H	G	P	
SB	44,1	32,4	2,7	20,8	%
SC	41,1	51,6	0,7	6,6	%

Le spectre corrigé traduit, beaucoup mieux que le spectre brut, la proportion réelle des plantes de chaque type dans le peuplement.

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Asparagus officinalis</i>	<i>Oxalis stricta</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Papaver dubium</i>
<i>Erodium Cicutarium</i>	<i>P. Rhœas</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Hypochaeris glabra</i>	<i>P. trivialis</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Viola hortensis</i>

La disparition du *Poa trivialis*, en C comme dans la plupart des terrains, montre que cette espèce résiste peu à la concurrence. C'est la seule vivace disparue, avec *Asparagus* qui n'avait pas grandi depuis son apparition en 1950.

b) en régression :

<i>Agrostis vulgaris</i>	<i>Cerastium semidecandrum</i>
<i>Alyssum calycinum</i>	<i>Geranium molle</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Myosotis collina</i>
<i>Bromus mollis</i>	<i>Saxifraga trydactylites</i>
<i>Br. sterilis</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Br. tectorum</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	

Les annuelles y sont aussi beaucoup plus nombreuses.

c) en progression :

<i>Euphorbia Cyparissias</i>	<i>Poa compressa</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Rubus fruticosus</i>
<i>Medicago Lupulina</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Poa angustifolia</i>	

La seule annuelle (*Vicia*) a repris son expansion après une importante régression. On peut y joindre *Crepis setosa*, réapparue après une éclipse de deux ans.

d) nouvelles :

<i>Luzula vulgaris</i>	<i>Sanguisorba minor</i>
------------------------	--------------------------

La seconde est répandue sur « Luz » à 4-5 m de C. La première est beaucoup plus commune sur la pelouse au S et à l'W (10-15 m de C) que sur « Luz ». Il est possible que cette espèce ait été présente dès 1953 : elle a fleuri en 1954. Ces deux plantes sont des constantes des pelouses sèches.

Caractères du peuplement « C ».

1. — Caractères floristiques :

Le peuplement C se présente, cinq ans après le début de son évolution, comme une friche herbacée dense à strate muscinale assez importante. Les jeunes arbres s'y sont maintenus, mais leur croissance a été très faible et leur rôle négligeable dans le dynamisme de la population.

Les espèces vivaces de *friches sèches* sont les plus nombreuses et les plus visibles (à la fois par leur densité souvent forte et leur fréquence élevée). Parmi elles, deux seulement peuvent être considérées comme des calcicoles préférées (cf. p. 207) :

Euphorbia Cyparissias

Poa compressa

Les autres sont des ubiquistes sans aucune signification sociologique, elles sont simplement constantes et abondantes dans toutes les friches (calcaires ou non) du Bassin parisien. Les seules ayant une importance dans le peuplement sont :

Agrostis vulgaris

Hypericum perforatum

Medicago Lupulina

Senecio Jacobaea

Certaines annuelles sont encore nombreuses et dynamiques. A l'exception de l'espèce introduite *Alyssum calycinum* (d'ailleurs peu abondante), aucune n'a de valeur caractéristique.

La comparaison avec les autres surfaces montre qu'un certain nombre d'espèces se sont maintenues uniquement sur le terrain C : ce sont *Acer platanoides* et *Rubus fruticosus* ; de même, *Acer Pseudoplatanus* s'est maintenu dans tous les terrains « calcaires » : C, SNCF et LC, et sur eux seulement. Ces espèces ligneuses ont une croissance difficile, et aucune ne peut servir à caractériser le peuplement sur sol calcaire. Il en est de même du *Viola hortensis*.

Toutes les plantes qui se sont multipliées dans les terrains voisins ont existé sur le calcaire à l'exception du *Sonchus oleraceus* qui y a germé, mais dont les rosettes ne sont pas venues à floraison. Sur les autres terrains calcaires, cette plante a fleuri, mais ne s'est pas multipliée, indice de l'absence de semences fertiles. On peut donc considérer cette plante comme une « caractéristique négative » du peuplement (1).

Alyssum calycinum a persisté sur C et sur A, à l'exclusion des autres terrains. Il s'agit bien, comme l'a montré Guyot, 1944, d'une espèce de sols calcaires et à pH élevés. Cependant, l'opinion de beaucoup d'auteurs, qui depuis Contejean, 1881, en ont fait une psammophile, paraît trop absolue. D'ailleurs Gaume, 1935, n'en fait qu'une caractéristique de deuxième ordre de son association à *Silene Otites* et *Veronica spicata*.

En dépit de ses caractères édaphiques accusés, le peuplement C ne renferme donc aucune espèce vraiment caractéristique au sens habituel

1. Selon les recherches de SCHMITZ, 1946, c'est une neutrophile ayant son optimum entre pH 6,5-6,9 ; il ne l'a pas observée à pH > 7,9.

du terme ; mais le couple *Euphoria Cyparissias-Poa compressa* possède tout de même une valeur indicatrice incontestable.

Certaines espèces, en dehors du tout premier peuplement, n'ont pas paru donner de semences fertiles, ou même ont été éliminées sans fleurir (+) ; ce sont :

+ <i>Asparagus officinalis</i>	+ <i>Pinus silvestris</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>	+ <i>Robinia Pseudacacia</i>
<i>Delphinium Ajacis</i>	<i>Veronica persica</i>
+ <i>Galium</i> sp.	

2. — Origine des espèces :

Nous avons vu que, à défaut de certitude, il est possible néanmoins de connaître l'origine la plus probable des constituantes du peuplement. C'est presque toujours dans le voisinage immédiat de C que les nombreux porte-graines correspondants ont été observés. Sur les 64 espèces observées, 2 ont été introduites et 5 fugaces. L'origine des autres permet de les répartir ainsi :

47 soit 82,5 % venaient de moins de 5 m (la plupart de moins loin encore, en particulier les 12 espèces venues des terrains expérimentaux contigus).

3 soit 5,3 % venaient de 10 à 20 m

6 soit 10,5 % étaient des semences d'arbres ; ceux-ci sont en général plus éloignés (15-40 m), mais leur grande hauteur compense l'éloignement.

1 seulement (1,7 %) ne se trouve pas à moins de 60 m de C ; c'est *Poa nemoralis* ; il est possible que ses semences aient été transportées avec le calcaire.

Presque toutes ces plantes sont des anémochores (Molinier et Muller, 1938), à l'exception de *Prunus avium*, *Rubus*, la fugace *Asparagus* (endo-zoochores) et de *Myosotis collina* (épizoochore).

3. — Évolution du peuplement :

A. Variations qualitatives (fig. 10, p. 37 et 12, p. 56).

Plantes de 1^{re} année.

Ce sont des annuelles de cultures sarclées :

<i>Amarantus retroflexus</i>	<i>Chenopodium striatum</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Digitaria sanguinalis</i>
<i>Chenopodium album</i>	<i>Eragrostis minor</i>

auxquelles il faut joindre *Carpinus Betulus*, qui a régressé lentement mais régulièrement de 1950 à 1955.

Plantes de 2^e année.

Ce sont :

<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Papaver Rhœas</i>	

toutes encore annuelles ; certaines plantes ont d'autre part eu leur maximum d'expansion pendant les deux premières années :

<i>Anagallis phœnicea</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
---------------------------	-------------------------

et ont à peu près disparu ensuite ; *Arenaria serpyllifolia* a eu une évolution semblable, mais s'est maintenu ensuite avec une fréquence assez élevée.

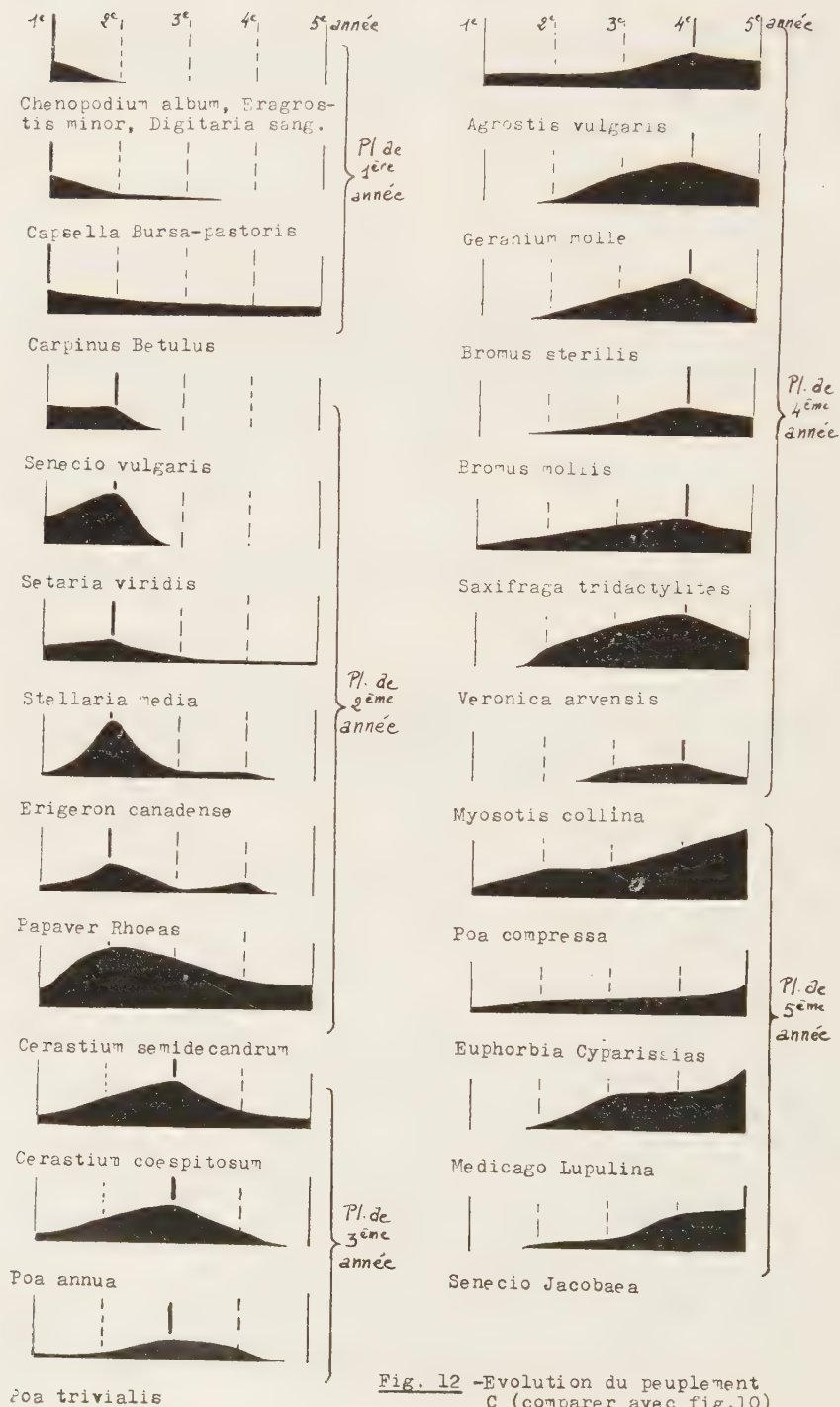


Fig. 12 - Evolution du peuplement C (comparer avec fig. 10)

Plantes de 3^e année.

De nouveaux semis d'arbres s'installent (*Acer Negundo*, *A. Pseudo-platanus*) dont la plupart ne persistent pas. On observe le maximum de :

*Cerastium cæspitosum**Viola hortensis**Poa trivialis*

les deux premières, vivaces, étant nettement abondantes ; un groupe, composé d'annuelles, caractérise les deuxième et troisième années :

*Agrostis interrupta**Oxalis stricta**Cerastium semidecandrum**Poa annua**Crepis virens**Plantes de 4^e année.**Agrostis vulgaris**Br. sterilis**Alyssum calycinum**Geranium molle**Bromus mollis*

Elles sont en majorité annuelles, comme le sont toutes les espèces de troisième et quatrième années :

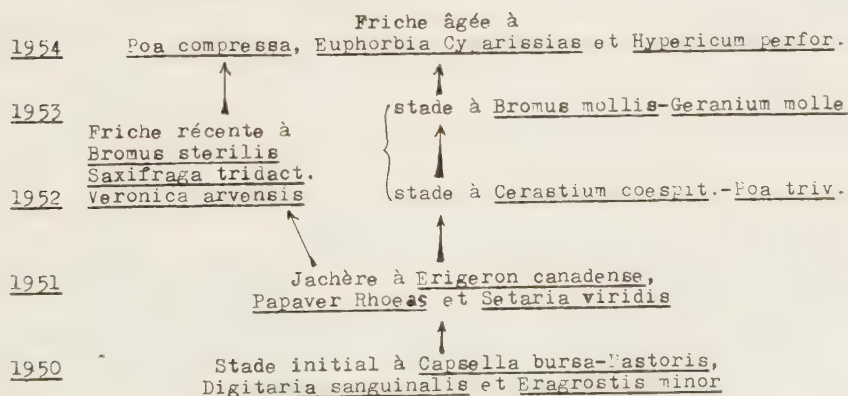
*Myosotis collina**Veronica arvensis**Saxifraga tridactylites*

Les huit espèces précédentes ne sont pas des espèces de cultures sarclées, mais sont répandues dans les moissons, les pelouses sèches ou même les friches et prairies mésophiles à peuplement ras.

*Plantes qui n'ont cessé de progresser.**Euphorbia Cyparissias**Poa compressa**Hypericum perforatum**Senecio Jacobæa**Medicago Lupulina*

Toutes sont des vivaces que l'on retrouve constamment dans les friches anciennes, surtout calcaires (Laurent, 1921, Guyot, 1942). Elles sont apparues en 1950 ou 51, c'est-à-dire dès le début du peuplement.

Il est donc possible, en résumé, de distinguer schématiquement les stades suivants dans le peuplement du terrain C (tableau 7 bis).

TABL. 7 bis : Evolution de la parcelle C.

B. Variations quantitatives.

a) Coefficient de stabilité (cf. p. 38).

Il est de :

- 50 % entre 1950 et 51,
- 82 % entre 1951 et 52,
- 84 % entre 1952 et 53,
- 71 % entre 1953 et 54.

Ces valeurs seront comparées avec celles des autres terrains. Remarquons déjà les variations importantes du peuplement à son début.

b) Spectre biologique (fig. 13).

Les variations du *spectre brut* sont toujours de même sens, mais s'accroissent entre 1953 et 54. Les annuelles (T) régressent de plus en plus. Les hémicryptophytes (H) et les « arbres » sont en progression. Une géophyte apparaît tardivement.

A quoi correspondent ces variations ? Le nombre d'annuelles régresse en effet, mais après un maximum la seconde année (fig. 13, E). Quant aux vivaces (H et P essentiellement), leur nombre, après une légère progression initiale, reste presque invariable les trois dernières années.

On voit que les variations du spectre brut résultent presque uniquement des variations, par élimination surtout, du nombre des annuelles.

L'étude des spectres corrigés montre que les annuelles (T), ont été non seulement plus nombreuses mais plus abondantes la seconde année, puis ont rapidement régressé. Les hémicryptophytes ont rapidement progressé, devenant en 1954 plus abondants que les plantes annuelles. Les « arbres » ont joué dans le peuplement un rôle non négligeable, mais ont peu évolué.

La variation de la somme des fréquences (fig. 13, Fr), qui correspond pour le spectre corrigé à la figure 13, E vis-à-vis du spectre brut, confirme la très importante progression des herbacées vivaces aux dépens des annuelles. Elle montre enfin que les « arbres » se sont installés d'emblée, et tendent ensuite à régresser légèrement.

c) Disparitions, espèces nouvelles.

Leurs différentes valeurs sont données par le tableau 8, qui comprend :

TABL. 8 : Nombre d'espèces	1950 (et 49)	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	4	4	6	11
2°-nouvelles	29	21	5	2	2
3°-de 1954 présentes chaque année	13	15	2	2	2
-idem %	38,2	44,1	5,9	5,9	5,9
4°-idem % compte tenu des fréq. (voir texte ci-dessus)	43,8	52,6	1,8	1,1	0,7

1° le nombre d'espèces *disparues* (fugaces exclues), chaque année : on remarquera son augmentation progressive ;

2° le nombre d'espèces *nouvelles* chaque année (fugaces exclues, mais introduites comptées si elles ont réussi) : les nouvelles venues, de moins en moins nombreuses, ne compensent pas les pertes ;

3° le nombre d'espèces du peuplement final (1954), arrivées chaque année : le peuplement final renferme surtout des espèces de 1950 et 51. Nous pouvons apprécier l'importance de l'apport de chaque année par

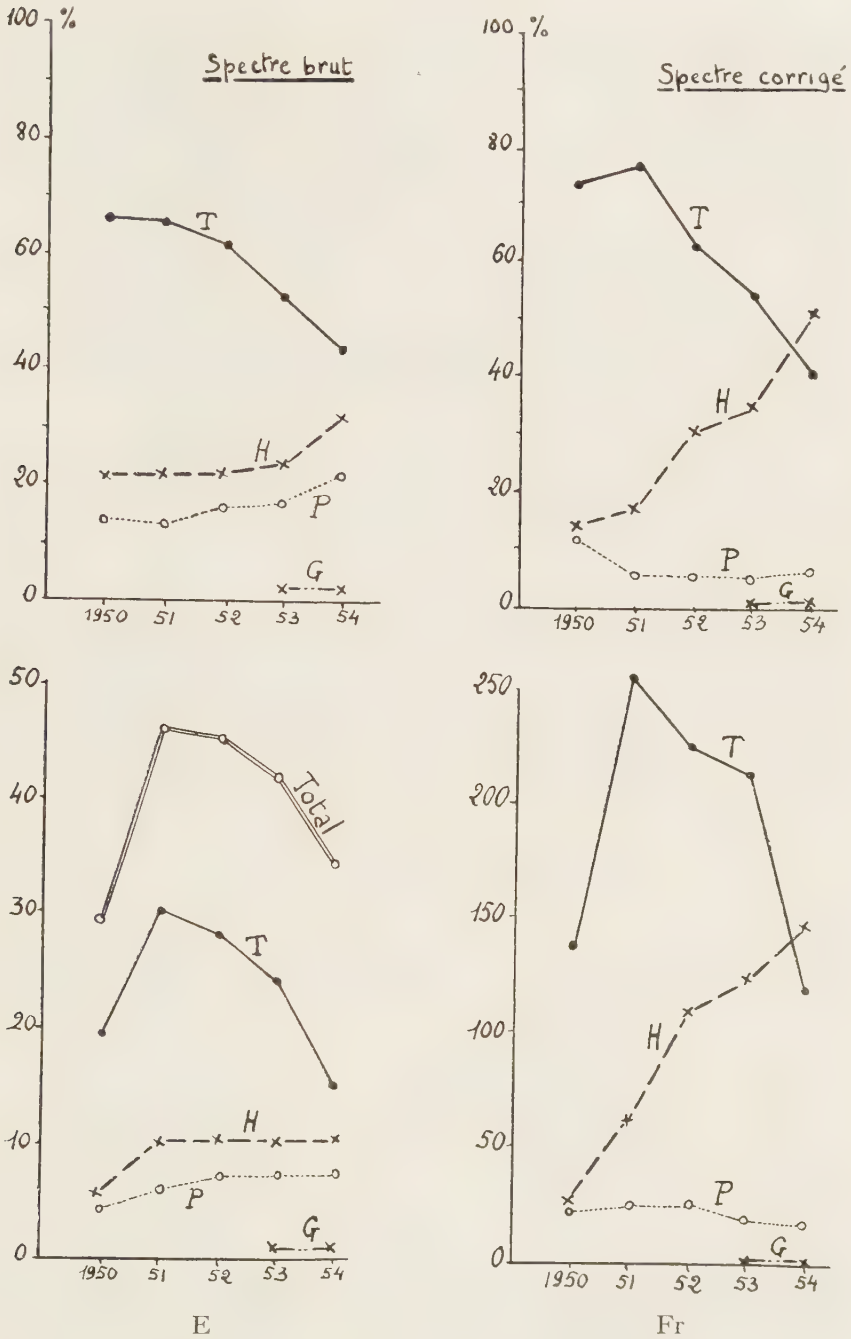


FIG. 13. — Evolution de la parcelle C : en haut, spectre biologique, en bas, variations du nombre d'espèces (à gauche, E) et de la somme des fréquences (à droite, Fr).

le calcul du pourcentage des espèces de 1954 survivant des années antérieures (ligne suivante) ;

4^o l'apport des deux premières années semble qualitativement le plus important, mais peut-être les espèces arrivées d'abord sont-elles rares ou dispersées. Aussi peut-on calculer (dernière ligne) le pourcentage des espèces de 1954 présentes chaque année *en tenant compte des fréquences* : une espèce de 1954, de fréquence 1 en 1954 compte pour 1, de fréquence 10 compte pour 10, etc...). Nous constatons que l'apport de 1950-51 subsistant en 1954 est :

$38,2 + 44,1 = 82,3$ % du peuplement final, et, compte tenu des fréquences : $43,8 + 52,6 = 96,4$ %.

On voit que le peuplement se fait essentiellement par *sélection* des premières arrivées, dont les plus dynamiques éliminent les autres, et empêchent l'arrivée de la plupart des nouvelles espèces quand elles ont occupé le terrain presque entièrement, c'est-à-dire à la fin de la deuxième année.

Le tableau 9 donne la liste de toutes les espèces apparues sur le terrain C. Le peuplement 1949 n'a pas été distingué, en raison de la date tardive de mise en place du terrain. Il faut donc ajouter à la liste suivante la fugace *Rumex Acetosella*.

Cette liste comporte, en dehors des espèces fugaces, 39 annuelles (66,1 %), 12 hémicryptophytes (20,4 %), 7 phanérophytes (11,8 %) et 1 géophyte (1,7 %), proportion presque identique à celle du peuplement 1950. Il en résulte que les espèces venues ensuite comportaient la même proportion de chaque type biologique, et en particulier autant d'annuelles, que la population de première année. Ce n'est donc pas par modification de l'apport efficace que le peuplement a évolué, mais bien par persistance des vivaces et élimination des annuelles, c'est-à-dire par compétition entre les espèces implantées sur C.

2. — PEUPLEMENT DU TERRAIN A.

ANNÉE 1949.

Mise en place début septembre. Végétation très discrète dès l'hiver. Fin décembre on observe :

		Fr./39
H	<i>Poa trivialis</i>	(5)
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	4
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	(3)
»	<i>Papaver Rhœas</i> (1)	(3)
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	(2)
»	<i>Poa annua</i>	1
H	<i>P. compressa</i>	(1)
T	<i>Stellaria media</i>	(1)

Les remarques faites pour C p. 41, sont valables, mais aucune des espèces présentes n'a disparu. Ici encore, le vent paraît le disséminateur essentiel. *Capsella* et *Papaver* viennent de la culture sarclée, les autres de « Luz ». Distance maximum des porte-semences : 4 m.

1. Une plante est un hybride entre *P. Rhœas* et *P. dubium*.

TABL. 9 - Terrain C .		1950	51	52	53	54
P	Acer Negundo	1	5	6	4	4
"	A. platanoides		3	1	1	1
"	A. pseudo-Platanus		2	5	2	2
T	Agrostis interrupta			1	2	
H	A. vulgaris	5	6	8	19	14
T	Alyssum calycinum (introd.)		1	2	6	2
"	Amarantus retroflexus	1				
"	Anagallis phoenicea	4	5			
"	Arenaria serpyllifolia	20	24	10	17	3
G	Asparagus officinalis	(1)	(1)	(1)	(1)	
T	Bromus mollis		1	8	16	11
"	Br. sterilis		4	15	22	6
"	Br. tectorum				2	1
"	Capsella bursa-Pastoris	14	3	2		
P	Carpinus Betulus	14	10	6	5	5
H	Cerastium caespitosum	5	19	26	9	4
T	C. glomeratum			1		
"	C. semidecandrum	9	33	29	21	14
"	Chenopodium album	7				
"	Ch. striatum	3				
"	Crepis setosa		2	-	-	1
"	Cr. virens		6	6	3	3
"	Delphinium Ajacis		1			
"	Digitaria sanguinalis	10	1			
"	Eragrostis minor	9				
"	Erigeron canadense	1	31	3	3	
"	Erodium Cicutarium (introd.)		1	3	2	
"	Erophila verna		2			
H	Euphorbia Cyparissias	3	6	6	9	16
?	Galium sp.			(1)		
T	Geranium molle		1	18	23	14
"	Holosteum umbellatum		6	5	4	
H	Hypericum perforatum	1	1	2	3	9
T	Hypochaeris glabra			1	1	
"	Lamium amplexicaule	3	6	2	1	
H	Luzula campestris				?	1
"	Medicago Lupulina		4	22	23	35
"	Melandryum album		4	3	3	2
T	Myosotis collina			9	11	3
"	Oxalis stricta	4	8	7	2	
"	Papaver dubium	5	2	-	6	
"	P. Rhoeas	3	15	2	7	
P	Pinus (cf. silvestris?)		(1)	(1)		
G	Poa angustifolia				1	2
T	P. annua	4	14	18	3	
H	P. compressa	8	16	20	28	38
"	P. nemoralis	?	1	2	2	3
"	P. trivialis	3	3	12	7	
P	Prunus avium	1	1	1	1	1
"	Robinia pseudacacia		(1)			
"	Rubus fruticosus s.l.			1	1	2
H	Sanguisorba minor					1
T	Saxifraga tridactylites	4	9	16	19	12
H	Senecio Jacobaea		1	7	21	24
T	S. vulgaris	13	13	1		
"	Setaria viridis	17	29			
"	Sonchus oleraceus		(1)			
"	Stellaria media	7	11	1	1	1
"	Trifolium campestre		5	1	11	7
P	Ulmus campestris	8	4	5	6	4
T	Veronica arvensis		11	24	27	17
"	V. persica			3		
"	Vicia hirsuta		3	26	3	22
"	Viola hortensis		2	9	1	

ANNÉE 1950.

Peuplement très ouvert (phot. 4), laissant à nu presque la totalité du terrain. Le sol, craquelé en période de sécheresse, a été localement ameubli (surtout à sa limite W), par des Fourmis (1).



PHOT. 4. — Parcelle A début mai 1950. Sol presque nu et craquelé (période de sécheresse).
1. Plantes très clairsemées et peu vigoureuses (visibles : Graminées vivaces et *Papaver* sp.).

		Fr./39	
T	<i>Senecio vulgaris</i>	28	1.1
H	<i>Poa trivialis</i>	(17)	+ .1
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	11	
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	(9)	+ .1
T	<i>Setaria viridis</i>	9	+ .1
»	<i>Saxifraga tridactylites</i>	7	
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	6	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(6)	

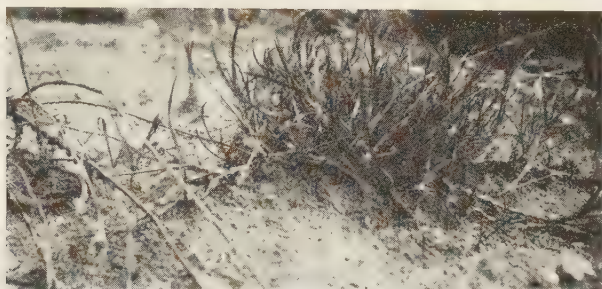
plus 24 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (21 T, 1 H, 2 P), dont une germination de *Carpinus Betulus* qui a disparu en octobre 1950 sans dépasser le stade de 2 feuilles.

Senecio vulgaris a seul donné plusieurs générations en 1950. De taille normale en général, il est très vigoureux en bordure W, dans la partie ameublie par les Fourmis. Au même endroit, un *Erigeron canadensis* dépasse 50 cm, tandis qu'un autre est petit (10 cm) dans la partie centrale. *Sonchus* et *Anagallis*, les *Bromus* ont eu un développement normal, ainsi que la plupart des *Cerastium glomeratum* et quelques *Saxifraga tridactylites* (2). Toutes les autres Thérophytes ont des dimensions nettement inférieures à la normale ; leur développement a été lent et difficile et elles sont restées très clairsemées, même celles qui étaient apparues dès 1949.

1. Nous allons voir que certaines plantes ont été plus vigoureuses dans cette zone ameublie, mais aucune espèce particulière n'y a été observée. Les Fourmis ne semblent donc pas avoir apporté de semences autres que celles qui ont pu venir sur A par anémochorie. Cette remarque est valable pour d'autres parcelles (S en particulier).

2. Une touffe d'*Anagallis phaeicea* s'est comportée en pérennante (floraison en 1951).

Parmi les vivaces, *Poa trivialis* (phot. 5) et *Agrostis vulgaris* sont tout de suite apparus par nombreux individus, à développement assez vigoureux dès la fin de la première année. Il en est de même pour *Poa compressa*, plus localisé. Les arbres sont plus rares que sur C ; *Carpinus* a été rapidement éliminé ; en revanche, les Ormes, malgré la fragilité de leurs semences à court pouvoir germinatif (1), ont grandi rapidement, et dès l'automne, ils dépassaient nettement les touffes voisines de Graminées vivaces. Les plus beaux se trouvaient d'ailleurs dans la zone ameublie par les Fourmis.



PHOT. 5. — Parcelle A en novembre 1950. Touffe de *Poa trivialis* avec stolons courts et vigoureux ; à gauche, tiges sèches de *Papaver* sp. Aucune germination n'est visible (comparer phot. 2).

Spectre biologique :

	T	H	P
SB	86,2	10,4	3,4 %
SC	73,4	21,9	4,7 %

Seules, les annuelles ont fleuri.

Origines des espèces.

Les plantes arrivées en 1950 viennent surtout des cultures sarclées :

Amarantus retroflexus
Anagallis phænicea
Chenopodium album
Ch. striatum
Digitaria sanguinalis
Eragrostis minor
Erigeron canadensis

Fumaria officinalis
Mercurialis annua
Papaver dubium
Senecio vulgaris
Setaria viridis
Sonchus oleraceus

(plus la fugace *Portulaca oleracea*). Toutes les autres herbacées viennent de « Luz » :

Agrostis vulgaris
Bromus sterilis
Br. tectorum
Cerastium glomeratum

Holosteum umbellatum
Sagina apetala
Saxifraga tridactylites

1. Renseignement oral de M. C. JACQUIOT.

Toutes se trouvaient à proximité immédiate de A. Les trois espèces d'arbres (dont deux fugaces) venaient du parc.

En automne apparaissent de nouvelles germinations, très claisemées. Contrairement à ce qui se produit sur C (et sur S), les jeunes plantes sont peu nombreuses, sinon absentes, le long des abris et obstacles (cf. phot. 5). Au contraire, elles sont dispersées en des points quelconques de l'argile nue. Dans certains cas (*Bromus* sp.), elles sont par groupes très compacts, exactement aux points où les inflorescences sont venues au contact du sol, où elles se sont collées. Il semble que ce fait soit généralisable : les semences se fixent dès leur arrivée, en raison de la nature du terrain, et ne sont entraînées, ni par le vent, ni par le ruissellement, contrairement à ce qui s'est produit sur C et S.



PHOT. 6. — Parcelle A en septembre 1951. *Poa trivialis* localement dominant ne concurrence pas un jeune Orme très vigoureux, qui a germé sur un sol non encore occupé par la Graminée.

ANNÉE 1951.

Le peuplement est encore très ouvert. Les espaces nus portent des annuelles chétives, souvent uniflores (ou à une seule inflorescence), à l'exception des Composées (*Crepis*). Au contraire, les touffes de Graminées vivaces sont accompagnées d'annuelles de taille normale, que dominent pourtant les jeunes Ormes (phot. 6).

		Fr./39	
T	<i>Erigeron canadensis</i>	35	1.1
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	25	1.2
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	23	2.3
»	<i>Poa trivialis</i>	23	2.2

T	<i>P. annua</i>	22	
»	<i>Crepis virens</i>	19	
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	16	
»	<i>Setaria viridis</i>	11	
»	<i>Bromus tectorum</i>	8	1.2
»	<i>Cerastium glomeratum</i>	8	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(8)	
H	<i>Poa compressa</i>	7	
T	<i>Papaver Rhæas</i>	6	
»	<i>Sonchus oleraceus</i>	6	
»	<i>Bromus sterilis</i>	5	

plus deux espèces introduites : *Alyssum calycinum* et *Erodium Cicutarium*, de fréquence 1, et 18 autres de fréquence égale ou inférieure à 4 (15 annuelles, 3 germinations d'arbres).

Spectre biologique (introduites comptées, fugaces exclues) :

	T	H	P	
SB	87,5	9,4	3,1	%
SC	75,8	21,0	3,2	%

On voit que les herbacées vivaces, bien que représentées par un petit nombre d'espèces, jouent un rôle important dans le peuplement. Au contraire, toutes les annuelles de faible fréquence (3 ou moins) sont à peu près invisibles, à l'exception des *Papaver dubium* et *Crepis setosa*.

Évolution.

a) espèces disparues :

Ce sont des annuelles de cultures sarclées, dont aucune n'avait eu d'importance dans le peuplement 1950 :

<i>Amarantus retroflexus</i>	<i>Eragrostis minor</i>
<i>Chenopodium album</i>	<i>Fumaria officinalis</i>
<i>Ch. striatum</i>	<i>Mercurialis annua</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Portulaca oleracea</i>

b) en régression :

<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Saxifraga tridactylites</i>	

Contrairement aux précédentes, ces annuelles, surtout la dernière, étaient très répandues sur A en 1950.

c) en progression :

<i>Agrostis vulgaris</i>	<i>Papaver dubium</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>P. Rhæas</i>
<i>Bromus sterilis</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Br. tectorum</i>	<i>P. compressa</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>	<i>P. trivialis</i>
<i>C. semidecandrum</i>	<i>Sagina apetala</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	<i>Stellaria media</i>

Ce sont, d'une part, des Graminées vivaces, progressant par taches vigoureuses mais localisées, d'autre part des annuelles, dont beaucoup sont des plantes de cultures sarclées, répandues maintenant sur les espaces longtemps restés nus. Ces espaces, situés surtout vers le centre, ont une évolution très lente.

d) nouvelles :

En dehors de germinations d'arbres, d'ailleurs fugaces : *Acer Negundo* et *A. platanoides*, ce sont uniquement des annuelles localisées aux espaces dénudés (ce qui confirme la remarque précédente) :

	Origine		Origine
<i>Bromus mollis</i>	Luz	<i>Geranium molle</i>	Luz
<i>Crepis setosa</i>	»	<i>Minuartia tenuifolia</i>	»
<i>Cr. virens</i>	H	<i>Veronica arvensis</i>	Luz ou H (1)
<i>Erophila verna</i>	H, J1	<i>Vicia hirsuta</i>	»

Toutes ces espèces (les arbres exceptés) étaient dans le voisinage immédiat (moins de 3 m).

ANNÉE 1952.

Sauf des taches denses de Graminées rhizomateuses, la surface d'expérience est encore fort clairsemée (cf. phot. 3). Ce fait est essentiellement dû à la sécheresse prolongée de l'été 1952, dont l'action a été ici beaucoup plus marquée que dans les autres terrains (2).

		Fr./39	
T	<i>Crepis virens</i>	21	2.2
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	20	2.3
T	<i>Bromus tectorum</i>	15	1.2
»	<i>Br. sterilis</i>	12	2.2
»	<i>Cerastium glomeratum</i>	11	1.1
H	<i>Poa compressa</i>	11	1.3
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	10	1.1
H	<i>Poa trivialis</i>	10	1.3
T	<i>Bromus mollis</i>	9	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(8)	
H	<i>Cerastium caespitosum</i>	7	
T	<i>Poa annua</i>	6	

plus 21 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (16 T ou H2, 1H, 4 P).

Spectre biologique :

	T (+ H2)	H	P
SB	79,3	17,2	3,5 %
SC	64,9	30,4	4,7 %

Le contraste est grand entre le spectre brut et le spectre corrigé. Les annuelles, à l'exception de plusieurs Graminées et de *Crepis virens*, ont souvent une importance physionomique négligeable, mais leurs espèces sont nombreuses. Les quelques espèces vivaces, bien qu'ayant peu progressé ou parfois régressé, constituent une partie importante du peuplement A.

Évolution.

a) espèces disparues :

Ce sont toutes des annuelles, surtout de cultures sarclées :

<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Papaver Rhæas</i>
<i>Erophila verna</i>	<i>Sagina apetala</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Minuartia tenuifolia</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Papaver dubium</i>	

1. Cf. fig. 11, p. 47.

2. Cf. DOIGNON, 1952-53.

b) en régression :

<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+ <i>Poa trivialis</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Poa annua</i>	

Annuelles de friches, à l'exception d'une vivace qui a partout régressé après une expansion marquée (+).

c) en progression :

A côté de *Poa compressa*, très vigoureux et de *Veronica arvensis*, négligeable, ce sont les trois *Bromus* (*B. mollis*, *sterilis* et *tectorum*). Quoique annuelles, ces plantes sont très dynamiques ; normalement développées en beaucoup d'endroits, elles concurrencent très efficacement les Graminées vivaces (1). Elles restent petites sur l'argile dénudée.

d) nouvelles :

	Origine		
<i>Centaurium umbellatum</i>	For.	<i>Oxalis stricta</i>	C, H
<i>Cerastium cæspitosum</i>	C, H	<i>Senecio Jacobæa</i>	C
<i>Crepis taraxacifolia</i>	Luz	<i>Trifolium campestre</i>	J1, C

Toutes ces plantes étaient à proximité du terrain A, sauf la première, qui vit en lisière de la chênaie à 100 m au minimum. Deux *Carpinus*, en outre, ont germé et disparu rapidement.

ANNÉE 1953.

Il existe encore des espaces nus de faible importance. La végétation est vigoureuse, bien verte, particulièrement les Graminées vivaces : *Agrostis vulgaris* montre des rejets denses, alors que les tiges de *Poa compressa* sont plus lâches ; cependant, le dernier est aussi éliminateur, par suite de l'accumulation de la couverture morte.

		Fr./39	
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	30	3.3
»	<i>Senecio Jacobæa</i>	25	1.2
»	<i>Poa compressa</i>	22	2.3
T	<i>Bromus tectorum</i>	19	2.2
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	19	1.1
»	<i>Alyssum calycinum</i>	17	+ .1
»	<i>Vicia hirsuta</i>	17	1.1
»	<i>Bromus mollis</i>	16	1.1
»	<i>Bromus sterilis</i>	14	1.2
»	<i>Crepis virens</i>	11	
»	<i>Geranium molle</i>	11	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(10)	
T	<i>Veronica arvensis</i>	9	
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	7	
H	<i>Poa trivialis</i>	6	
»	<i>Cerastium cæspitosum</i>	5	

plus 13 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (11 T et H2, 2 H).

Spectre biologique :

	(T + H2)	H	P
SB	72,4	24,2	3,4 %
SC	61,9	34,3	3,8 %

1. STEWART et HULL, 1949, ont signalé que *Bromus tectorum* concurrence fortement les plantes vivaces dans le S de l'Idaho (USA).

Les remarques faites en 1951 et 52 restent valables. Cependant, parmi les annuelles, les *Bromus* prennent une importance croissante, et leur dynamisme est supérieur à celui de la plupart des vivaces. Les Ormes continuent leur croissance ; de nouvelles germinations de la même espèce sont apparues, mais elles n'ont pu percer la couverture herbacée, et en définitive seules les plantes de 1950 et 51 ont persisté.

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Acer Negundo</i>	<i>Crepis taraxacifolia</i>
<i>A. platanoides</i>	<i>Oxalis stricta</i>
<i>Carpinus Betulus</i>	<i>Robinia Pseudacacia</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>	<i>Senecio vulgaris</i>

La moitié sont des « arbres », dont la croissance avait été très lente, et dont certains même (*Carpinus*) ne s'étaient maintenus que par réensemencements successifs.

b) en régression :

<i>Anagallis phœnicea</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Crepis virens</i>	<i>P. trivialis</i>

Bien que vivace, la dernière résiste très mal à la concurrence, même à celle des annuelles.

c) en progression :

Certaines, bien visibles, ont été non seulement en progression, mais abondantes :

<i>Agrostis vulgaris</i>	<i>Geranium molle</i>
<i>Alyssum calycinum</i>	<i>Poa compressa</i>
<i>Bromus mollis</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Vicia hirsuta</i>

Cette liste comporte deux Graminées vivaces et très dynamiques, mais aussi beaucoup d'annuelles. A celles-ci s'ajoutent des plantes dont la fréquence a bien augmenté, mais qui sont restées naines, par pieds isolés, et très peu visibles :

<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Erodium Cicutarium</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Trifolium campestre</i>

d) nouvelles :

	Origine :		Origine :
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	C	<i>Hypochaeris glabra</i>	Luz
<i>Hypericum perforatum</i>	C	<i>Setaria viridis</i>	(réapparition)

Toutes étaient au voisinage immédiat.

ANNÉE 1954.

Les Graminées rhizomateuses forment des peuplements continus sur à peu près toute la surface ; bien que le *Poa compressa*, qui couvre la moitié S du terrain, possède des tiges verticales laissant voir assez largement le sol, il est devenu beaucoup plus éliminateur qu'*Agrostis vulgaris*. Les *Ulmus campestris* sont vigoureux. Les annuelles, sauf *Vicia* et *Bromus* sp. sont dispersées et souvent naines, même sur les emplacements encore peu peuplés.

		Fr./39	
T	<i>Vicia hirsuta</i>	28	1.2
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	24	1.2
»	<i>Agrostis vulgaris</i>	22	2.3
»	<i>Poa compressa</i>	22	3.3
T	<i>Bromus mollis</i>	19	1.2
H2	<i>Centaurium umbellatum</i>	18	
T	<i>Bromus tectorum</i>	12	+ .2
»	<i>Alyssum calycinum</i>	11	
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	10	
»	<i>Geranium molle</i>	8	
»	<i>Trifolium campestre</i>	8	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(8)	
H	<i>Hypericum perforatum</i>	7	
»	<i>Cerastium cæspitosum</i>	6	

plus 7 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (4 T, 3 H).

Spectre biologique :

	T (+ H2)	H	P
SB	57,1	38,1	4,8 %
SC	55,8	40,5	3,7 %

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Anagallis phænicea</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Crepis setosa</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Erodium Cicutarium</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Hypochæris glabra</i>	

Toutes annuelles et d'importance médiocre en 1953.

b) en régression :

<i>Agrostis vulgaris</i>	<i>Cerastium semidecandrum</i>
<i>Alyssum calycinum</i>	<i>Crepis virens</i>
<i>Bromus sterilis</i>	<i>Erigeron canadensis</i>
<i>Br. tectorum</i>	<i>Veronica arvensis</i>

La plupart sont annuelles. Les cinq premières sont encore très vigoureuses.

c) en progression :

<i>Centaurium umbellatum</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Vicia hirsuta</i>

Une seule est vivace, mais les annuelles sont de taille élevée et ont une réelle importance dans le peuplement.

d) nouvelle : une seule, isolée et peu vigoureuse, *Medicago Lupulina*, venue de C.

Caractères du peuplement A.

1. — Existence d'espèces caractéristiques :

La cinquième année, le peuplement est assez dense, mais la lumière parvient largement au sol. Le rôle des Muscinées est négligeable. Des Ormes vigoureux dépassent largement la strate herbacée. Ceux du terrain H leur sont seuls comparables.

Les herbacées vivaces qui donnent son aspect au peuplement sont : *Agrostis vulgaris*, *Poa compressa* et *Senecio Jacobæa* ; de grandes annuelles de friches les accompagnent (*Vicia hirsuta*, *Bromus mollis*...) ; aucune de ces dominantes n'a de valeur caractéristique comme argilicole. *Poa compressa* est calcicole préférante, de même qu'*Alyssum calycinum* (introduite) dont la fréquence élevée est assez étonnante ici.

Les seules espèces localisées sur le terrain A, *Fumaria officinalis*, *Sagina apetala*, n'ont été représentées que par des individus isolés, à rôle négligeable. Plus intéressante est *Centaureum umbellatum*, qui a ici un beau développement, alors qu'elle est restée très disséminée sur SNCF-D et accidentelle sur le terrain F.

Deux espèces enfin, qui ont existé sur tous les terrains artificiels, ne semblent pas avoir pu se développer sur A et constituent des « caractéristiques négatives » du peuplement sur argile ; ce sont : *Agrostis interrupta* et *Lamium amplexicaule* ; de même, certaines plantes sont apparues et ne se sont pas développées (+), ou ont fleuri mais sans donner de semences fertiles :

+ *Acer Negundo*
+ *A. platanoides*
+ *Carpinus Betulus*
Crepis taraxacifolia

Erophila verna
Hypochaeris glabra
Minuartia tenuifolia
Oxalis stricta

2. — Origine des espèces :

La plupart sont venues du voisinage (culture sarclée et Luzerne), à l'exception de *Centaureum umbellatum*, dont la plus proche station se trouvait à 100 m environ de la parcelle A. Toutes les plantes ont pu venir par anémochorie ; notons que plusieurs ne se sont installées qu'après un « relais » sur un terrain voisin ; c'est le cas pour la presque totalité des espèces installées depuis 1952.

Parmi les 47 espèces non introduites et non fugaces, nous avons :
— Quarante-cinq venant de moins de 5 m (96 %), dont neuf après relais sur les autres terrains.

— Un « arbre » du parc (2 %) : porte-semences à 50 m environ.

— Une herbacée forestière (2 %), qui seule a franchi au moins 100 m.

3. — Évolution du peuplement.

A. Variations qualitatives (fig. 14).

Plantes de 1^{re} année :

Capsella Bursa-pastoris
Saxifraga tridactylites

Senecio vulgaris

Annuelles de cultures sarclées.

Plantes de 2^e année :

Elles appartiennent à la même catégorie :

Arenaria serpyllifolia
Cerastium semidecandrum
Erigeron canadensis
Holosteum umbellatum

Papaver Rhæas
Poa annua
Sonchus oleraceus
Stellaria media

Le vivace *Poa trivialis* présente aussi un maximum, peu accusé, en 1951. *Setaria viridis* caractérise les deux premières années.

Beaucoup de ces espèces, après un recul marqué en 1952, ont temporairement progressé en 1953 (1).

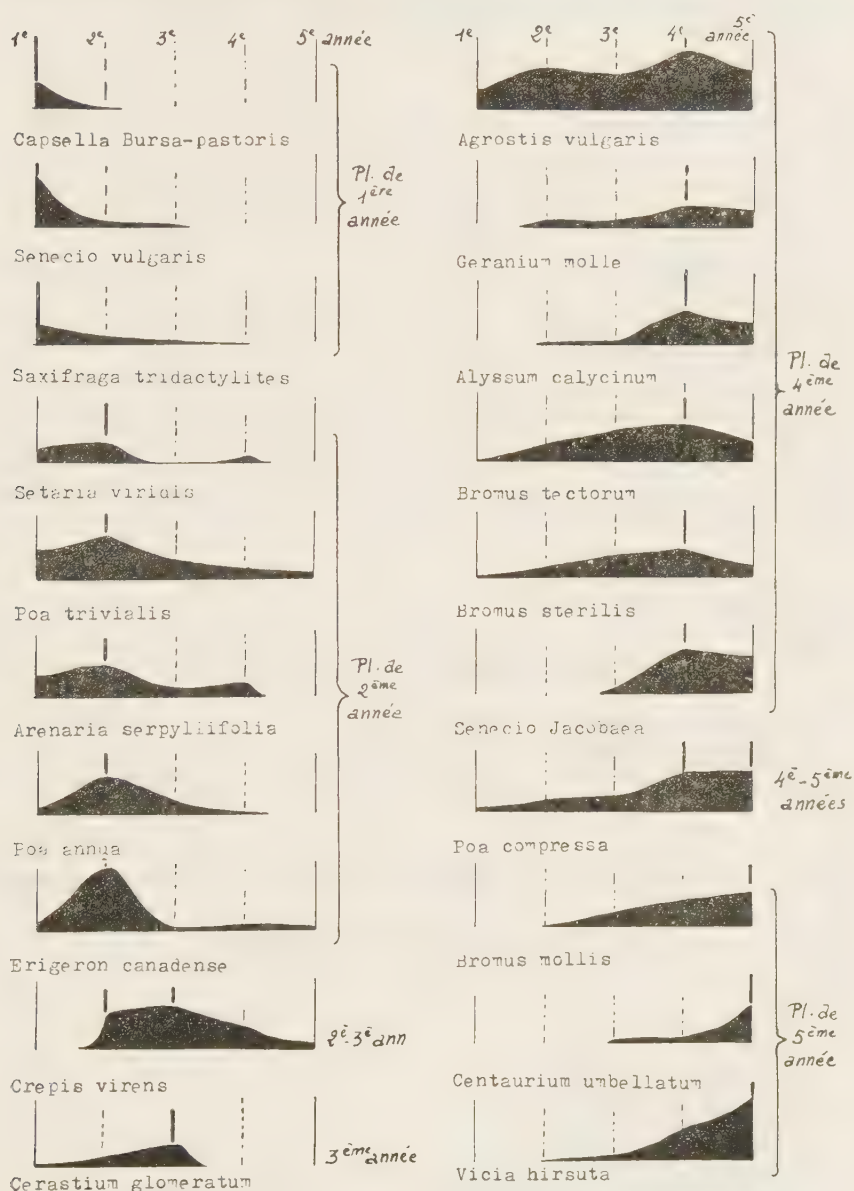


Fig. 14 - Evolution du peuplement A.

1. Le recul de nombreuses annuelles en 1952 est certainement en rapport avec une longue période de sécheresse d'avril à juillet 1952. L'année suivante, les périodes de sécheresse ont été plus courtes (en mai seulement pendant la même période (DOIGNON, 1952-53)).

Plantes de 3^e année :

Seules, les annuelles *Crepis virens* et surtout *Cerastium glomeratum* présentent à cette date un maximum, peu accusé.

Plantes de 4^e année :

Agrostis vulgaris
Alyssum calycinum

Geranium molle
Veronica arvensis

plus deux espèces à maximum peu accusé, mais régressant ensuite assez nettement : *Bromus sterilis* et *tectorum*, et au contraire deux plantes à progression arrêtée après 1953 : *Poa compressa* et *Senecio Jacobæa*.

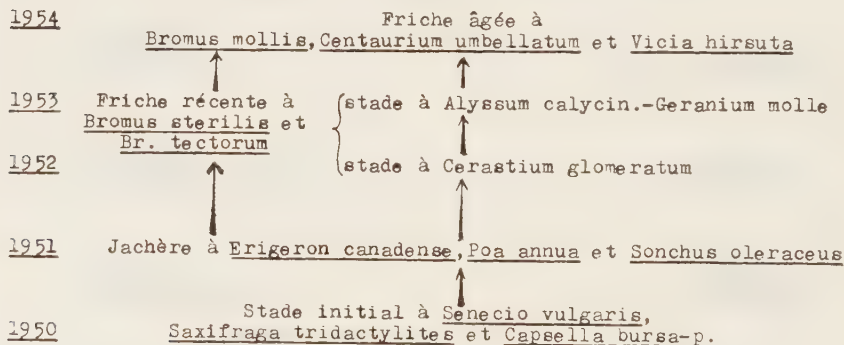
Plantes qui n'ont cessé de progresser :

Bromus mollis
Centaureum umbellatum
Hypericum perforatum

Trifolium campestre
Vicia hirsuta

On voit que les stades successifs du peuplement A sont surtout marqués par la variation de fréquence des annuelles. Bien que *Poa trivialis* ait été supplanté par *Agrostis vulgaris*, à laquelle *Poa compressa* se substituera peut-être, ces Graminées vivaces tendraient plutôt à stabiliser la physiologie du peuplement au cours de son vieillissement. Le tableau suivant (9 bis) résume l'évolution de la parcelle A.

TABL. 9 bis : Evolution de la parcelle A .



B. Variations quantitatives.

a) Coefficient de stabilité :

56,4 % entre 1950 et 1951
63,2 % entre 1951 et 1952
78,8 % entre 1952 et 1953
67,7 % entre 1953 et 1954

Les modifications du peuplement sont donc un peu plus accusées que sur la parcelle C.

b) *Spectre biologique* (fig. 15) :

On constate des variations de même sens des spectres brut et corrigé. Les annuelles, après une légère progression en 1951, régressent ensuite

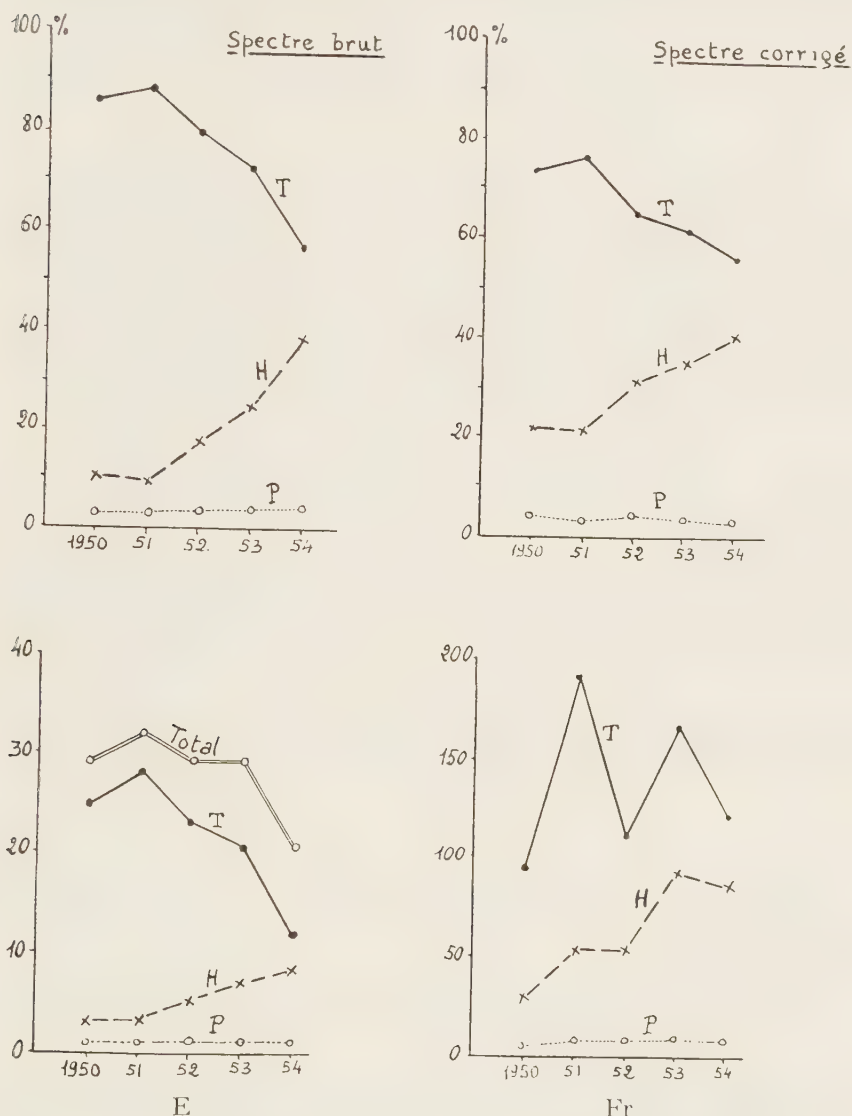


FIG. 15. — Evolution de la parcelle A : en haut, spectre biologique ; en bas, variations du nombre d'espèces (à gauche, E) et de la somme des fréquences (à droite, Fr.).

fortement, mais restent les plus importantes. Les herbacées vivaces sont tout de suite assez abondantes (SC), bien qu'elles soient représentées par peu d'espèces (SB et fig. 15, E). Après une légère régression en 1951,

leur progression est régulière. L'influence de la seule espèce d'arbre (*Ulmus*) est faible et constante.

La figure 15, E montre que les variations du spectre brut sont bien en rapport avec les variations du nombre d'espèces. Cependant, la progression des vivaces dans le spectre biologique est due surtout à la disparition d'un grand nombre d'espèces annuelles. La figure 15, Fr permet de constater que l'évolution du peuplement A a été très irrégulière, avec une tendance générale à la régression en 1954, simplement moins marquée chez les vivaces que chez les annuelles.

c) *Disparitions; espèces nouvelles* (tabl. 10).

Le nombre d'espèces disparues reste élevé; celui des espèces nouvelles ne cesse de décroître: évolution surtout par sélection. Les lignes 3 et 4 du tableau 10 montrent que les peuplements de chaque année ont participé de façon régulièrement décroissante à la formation du peuplement 1954: 85,7 % des espèces formant cette population sont arrivées avant l'automne 1952. Les premières arrivées sont en même temps celles qui ont le plus d'importance dans le peuplement « final »: 95,8 % avant la fin de 1952 contre 4,1 % après (tabl. 10, ligne 5). Cette date limite correspond au moment où le peuplement de A est devenu à peu près fermé.

TABL. 10 : <u>Nombre d'espèces</u>	1950 (et 49)	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	7	8	4	9
2°-nouvelles	29	10	6	3	1
3°-de 1954 présentes chaque année	8	6	4	2	1
-idem %	38,1	28,6	19,0	9,5	4,8
4°-idem % compte tenu des fréq. (voir texte avant tabl.8)	38,1	31,6	26,1	3,7	0,5

Le tableau 11 donne la liste de toutes les espèces reconnues sur A. Il renferme, en plus de 5 espèces fugaces et 2 introduites, 47 plantes: 38 monocarpiques (80,9 %), 8 vivaces herbacées (17 %), 1 « arbre » (2,1 %).

3. — PEUPLEMENT DU TERRAIN S.

ANNÉE 1949.

Mise en place début septembre. Fin décembre, le peuplement est à peu près nul:

		Fr./39	Orig.
T	<i>Holosteum umbellatum</i>	(4)	Luz
»	<i>Poa annua</i>	3	Sar
T!	<i>Melandryum album</i>	(1)	Pel
T?	<i>Hypochaeris glabra</i> ?	(1)	Luz

La détermination de la dernière n'est pas absolument certaine. Elle a disparu par ensablement, de même que tous les jeunes individus d'*Holosteum*. *Melandryum* est mort après sa floraison en 1950.

ANNÉE 1950.

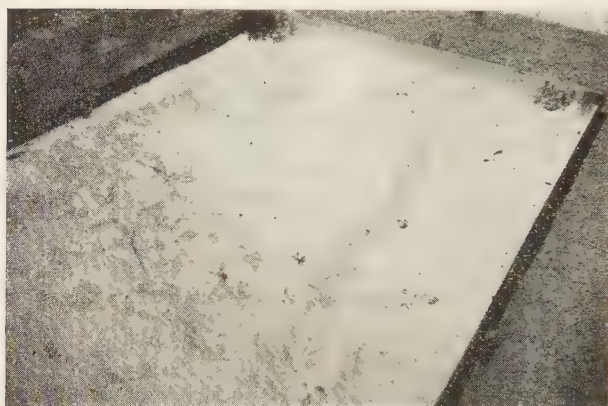
Le terrain S est toujours à peu près dépourvu de végétation en mai (phot. 7); fin juillet, de rares plantes ont fleuri, et quelques Graminées annuelles (*Eragrostis*) apparaissent jusqu'à l'automne. Dans la liste

TABL. 11 - Terrain A.		1950	1951	1952	1953	1954
P	<i>Acer Negundo</i>		(2)	(2)		
"	<i>A. platanoides</i>		(1)	(1)		
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	9	23	20	30	22
T	<i>Alyssum calycinum</i> (introduite)		1	1	17	11
"	<i>Amarantus retroflexus</i>	2				
"	<i>Anagallis phoenicea</i>	2	2	2	1	
"	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	11	16	2	7	
"	<i>Bromus mollis</i>		2	9	16	19
"	<i>Br. sterilis</i>	1	5	12	14	3
"	<i>Br. tectorum</i>	1	8	15	19	12
"	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	6	1			
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(1)		(1)		
H2	<i>Centaurium umbellatum</i>			1	2	18
H	<i>Cerastium caespitosum</i>			7	5	6
T	<i>C. glomeratum</i>	2	8	11		
"	<i>C. semidecandrum</i>	4	25	10	19	10
"	<i>Chenopodium album</i>	1				
"	<i>Ch. striatum</i>	2				
"	<i>Crepis setosa</i>		1	1	1	
"	<i>Cr. taraxacifolia</i>			2		
"	<i>Cr. virens</i>		19	21	11	1
"	<i>Digitaria sanguinalis</i>	1				
"	<i>Eragrostis minor</i>	1				
"	<i>Erigeron canadense</i>	2	35	1	2	1
"	<i>Erodium Cicutarium</i> (introduite)		1	1	3	
"	<i>Erophila verna</i>		1			
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>				1	1
T	<i>Fumaria officinalis</i>	1				
"	<i>Geranium molle</i>		3	3	11	8
"	<i>Holosteum umbellatum</i>	1	3			
H	<i>Hypericum perforatum</i>				2	7
T	<i>Hypochaeris glabra</i>				4	
H	<i>Medicago Lupulina</i>					1
T	<i>Mercurialis annua</i>	1				
"	<i>Minuartia tenuifolia</i>		2			
"	<i>Oxalis stricta</i>			2		
"	<i>Papaver dubium</i>	1	2			
"	<i>P. Rhoeas</i>	3	6			
"	<i>Poa annua</i>	4	22	6	2	
H	<i>P. compressa</i>	2	7	11	22	22
"	<i>P. trivialis</i>	17	23	10	6	4
T	<i>Portulacca oleracea</i>	(1)				
P	<i>Robinia pseudacacia</i>	(1)	(2)	(1)		
T	<i>Sagina apetala</i>	1	2			
"	<i>Saxifraga tridactylites</i>	7	2	1	1	
H	<i>Senecio Jacobaea</i>			4	26	24
T	<i>S. vulgaris</i>	28	2	2		
"	<i>Setaria viridis</i>	9	11	-	3	
"	<i>Sonchus oleraceus</i>	1	6	3	3	
"	<i>Stellaria media</i>	1	4			
"	<i>Trifolium campestre</i>			1	4	8
P	<i>Ulmus campestris</i>	6	8	8	10	8
T	<i>Veronica arvensis</i>		1	3	9	1
"	<i>Vicia hirsuta</i>		1	1	17	28

suiivante, les espèces habituellement vivaces marquées T sont toutes mortes après floraison.

		Fr./39	Orig.
T	<i>Eragrostis minor</i>	9	Sar
»	<i>Setaria viridis</i>	8	Sar
»	<i>Digitaria sanguinalis</i>	6	Sar
»	<i>Poa annua</i>	3	»
»	<i>Senecio vulgaris</i>	2	Sar

T	<i>Delphinium Ajacis</i>	1	Sar
»	<i>Erigeron canadensis</i>	1	»
T!	<i>Melandryum album</i>	1	Pel
T!	<i>Reseda lutea</i>	1	Luz
P	<i>Robinia Pseudacacia</i>	(1)	P
T	<i>Saxifraga tridactylites</i>	1	Luz
»	<i>Stellaria media</i>	1	Sar
»	<i>Veronica arvensis</i>	1	Sar ou Luz



PHOT. 7. — Parcelle S début mai 1950. Végétation à peu près inexistante ; quelques rosettes ensablées au centre, au fond et en bordure : *Reseda lutea* à gauche, *Melandryum album* à droite.

La germination de Robinier ne s'étant pas maintenue, le *spectre biologique* comporte évidemment 100 % d'annuelles. En septembre, un *Anagallis* cf. *phaenicea* a très vite disparu sans fleurir.

Toutes ces espèces se trouvaient à proximité (moins de 2 m), sauf *Melandryum* (à 10 m env.) et *Reseda* (à 5 m).

Ces deux plantes, ainsi que *Delphinium Ajacis*, étaient très vigoureuses. Plusieurs autres espèces qui, comme elles, vivaient à la périphérie de S, avaient une taille normale : *Digitaria*, *Eragrostis*, *Setaria*. Toutes les plantes éloignées de la bordure étaient naines et en mauvais état physiologique, à l'exception d'une touffe normale de *Setaria*.

On pourrait penser que, si les plantes sont plus vigoureuses en bordure, c'est que quelques échanges nutritifs avec le sol de jardin sont possibles. Mais ces échanges sont certainement peu importants, compte tenu des faits suivants :

1) Il existait en bordure des plantes naines, identiques à celles de la partie centrale.

2) La partie centrale n'a renfermé qu'une plante normale en 1950, mais beaucoup les années suivantes.

3) Les pieds de *Melandryum* qui se sont implantés les premiers, à la périphérie, étaient annuels sans doute par mauvaise nutrition. Leurs descendants implantés loin des bords ont été souvent vivaces.

Il faut donc chercher en dehors des différences de nutrition l'explication

de la répartition des plantes 1950 (de préférence à la périphérie). Les observations suivantes, faites surtout en 1950, mais aussi sur les espaces restés sans végétation les années suivantes, montrent que le facteur essentiel est la mobilité du substrat, sur lequel les graines adhèrent mal, d'autant plus qu'il se dessèche rapidement.

1^o Les germinations apparaissent le long des obstacles (cf. phot. 8 en 1951) : les planches limitant le terrain constituent les plus importants, mais un petit caillou gréseux a permis à la touffe de *Setaria* signalée ci-dessus de s'implanter loin des bords dès la première année. Ensuite, les tiges mortes étalées sur le sol ont constitué autant de foyers de peuplement (1). Il est donc très probable que les semences sont entraînées par le vent, avec le sable ; c'est pourquoi elles s'accumulent près des obstacles (2).



PHOT. 8. — Parcelle S en novembre 1951. Accumulation de germinations de *Cerastium* sp. le long de la paroi. Une grande partie de ces jeunes plantes a disparu l'année suivante. Au fond, *Setaria viridis*.

2^o Les rares germinations observées sur le sable nu se maintiennent par temps humide, mais après quelques jours de sécheresse, elles sont rapidement déchaussées, ou au contraire ensablées, et meurent. Le long des obstacles, le sable reste cohérent pendant une période plus longue, permettant aux plantes de développer leur système racinaire.

Il est évident qu'un climat uniformément pluvieux, facilitant les germinations et stabilisant la surface du sable, permettrait un peuplement plus rapide et plus riche en espèces. Ici, même dans les conditions les plus favorables, les plantes observées au début sont uniquement

1. Les deux Graminées, *Setaria viridis* et *Digitaria sanguinalis*, sont très efficaces à ce point de vue : leurs chaumes ont une disposition étalée et presque horizontale quand ils croissent sur un sol nu et très ensoleillé, selon un mécanisme analysé par RICOME, 1922, p. 490.

2. Le long des très petits obstacles, les germinations sont plus rares, mais aussi vigoureuses qu'à la périphérie. Ce n'est donc pas une modification du microclimat le long des obstacles qui agit.

celles qui sont capables de développer rapidement un important réseau souterrain (Graminées annuelles en particulier).

Une période humide favorise aussi l'installation des Mousses, également fixatrices. C'est ainsi qu'en octobre 1950 sont apparues des plaques de *Bryum argenteum*. Mais, au printemps suivant, une période de sécheresse les a fait disparaître partout où elles n'étaient pas protégées par une plante voisine.

3^o Les plantes, même bien germées et développées, sont encore soumises à une cause importante d'élimination, en particulier quand elles sont velues et surtout glanduleuses : le sable chassé par le vent s'agglutine sur leur tige et forme un manchon opaque sous lequel la plante dépérit et meurt. Ce manchon s'élevait en octobre 1950 à 10 cm le long d'une haute tige d'*Erigeron canadensis* ; il recouvrait partiellement de petits *Eragrostis* qui n'émettaient que quelques chétives inflorescences et éliminait totalement un grand nombre de jeunes *Cerastium semidecandrum*.

Tous ces faits, ainsi que la pauvreté en eau et en éléments nutritifs du substratum, expliquent la difficulté du peuplement de ce terrain. Cependant le facteur physique semble essentiel : dès qu'un abri est constitué ou qu'un obstacle se forme, il apparaît une végétation assez dense, quoique souvent de petite taille (exemple : sous une touffe de *Reseda*, et le long des tiges sèches à demi-ensablées de *Setaria* (cf. aussi phot. 8).

ANNÉE 1951.

Le peuplement est très ouvert : la plupart des espèces sont localisées le long des obstacles. Le rôle de la végétation initiale a été très important à cet égard : le seul endroit peuplé de façon à peu près uniforme est la partie couverte par les tiges sèches du *Reseda lutea*.

A la liste suivante, il faut ajouter les espèces introduites, de fréquence 1, qui ont persisté ensuite : *Erodium*, *Plantago ramosa*, *Silene conica*, *Teesdalea nudicaulis*.

		Fr./39	
T	<i>Erigeron canadensis</i>	36	1.1
»	<i>Setaria viridis</i>	35	1.2
»	<i>Digitaria sanguinalis</i>	33	1.2
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	20	1.1
»	<i>Poa annua</i>	17	+ .1
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	10	
»	<i>Papaver Rhœas</i>	10	+ .2
»	<i>Vicia hirsuta</i>	9	
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	7	
T!	<i>Melandryum album</i>	6	
T	<i>Papaver dubium</i>	6	
»	<i>Stellaria media</i>	6	
»	<i>Veronica arvensis</i>	5	

plus 17 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (13 T, 2 H, 2 P).

Spectre biologique (introduites comptées, « arbres », tous fugaces, exclus) :

	T	H	
SB	93,8	6,2	%
SC	98,7	1,3	%

En fait, le rôle des vivaces est négligeable et elles seraient totalement passées inaperçues si elles n'avaient pas été suivies sur plan. Toutes

les annuelles ont une vigueur variable, des plantes de taille très différente appartenant à la même espèce pouvant croître au même point. De façon générale, leur aspect est beaucoup plus normal que l'an dernier. Toutes ces espèces ne se sont pas implantées simultanément. Les *Cerastium cespitosum* et *Geranium molle* ne sont apparus qu'à la fin de l'été (mais ont fleuri en automne).

Évolution.

a) espèce disparue : uniquement *Reseda lutea* qui, malgré sa vigueur et son abondante floraison, ne semble pas avoir donné de semences fertiles.

b) en régression : *Eragrostis minor*, réduit à un individu très petit.

c) en progression :

A l'exception des deux précédentes et de *Senecio vulgaris*, toutes les espèces du peuplement 1950 sont en progression ; leur répartition, très inégale, est conditionnée par les facteurs indiqués ci-dessus (1950) : obstacles, fixation du substrat... La présence de ces plantes, avec parfois un aspect normal, au centre du terrain, montre que ce ne sont pas des facteurs nutritifs (l'eau exceptée) qui avaient empêché leur implantation l'année précédente.

d) nouvelles :

	Origine		Origine
<i>Acer Negundo</i>	P	<i>Geranium molle</i>	C
<i>Agrostis interrupta</i>	Luz	<i>Holosteum umbellatum</i>	A, Luz
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	C, A, J	<i>Minuartia tenuifolia</i>	Luz
<i>Bromus sterilis</i>	A, Luz	<i>Papaver dubium</i>	C, A, J
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	Ts terr.	<i>P. Rhæas</i>	C, A, J
<i>Cerastium cespitosum</i>	C	<i>Poa trivialis</i>	Luz
<i>C. glomeratum</i>	A	<i>Sonchus oleraceus</i>	H, A
<i>C. semidecandrum</i>	Ts terr.	<i>Trifolium campestre</i>	J1
<i>Crepis virens</i>	H	<i>Vicia hirsuta</i>	J1

Ces plantes n'ont pas franchi plus de 5 m, à l'exception de la première. Parmi elles, *Holosteum* n'est pas vraiment nouvelle puisqu'elle fut une des premières à apparaître fin 1949. Mais, à cette époque, elle avait tout de suite disparu sur le sable nu ; au contraire, sur sable un peu fixé, un seul individu a pu se développer complètement en 1951. Les relevés sur plan montrent que des *Holostées* assez nombreuses sont apparues au même endroit l'année suivante : l'individu 1951 a donc été fertile. C'est donc bien la fixation du sable qui a conditionné le développement normal de cette plante (comme de beaucoup d'autres).

Au cours de l'hiver, des rejets graminéens à feuilles très allongées sont apparus : ils se sont révélés plus tard être *Poa pratensis* ssp. *angustifolia*.

ANNÉE 1952.

Le peuplement reste très ouvert (photo 9), mais des plantes vigoureuses se trouvent maintenant implantées loin des bords. La couverture herbacée, vivante ou morte, plus importante, permet aux germinations de se maintenir en beaucoup plus grand nombre. De même, la strate muscinale, tout en restant discontinue, est devenue permanente. Les espèces dominantes, parfois fertiles, sont *Bryum argenteum* et surtout *Ceratodon*

purpureus : cette dernière résiste particulièrement bien à l'ensablement, car elle continue à croître, même en grande partie recouverte (1).



PHOT. 9. — Parcelle S fin juin 1952. Colonisation à partir de la périphérie et des obstacles. A gauche, parcelles J1 et J2, à peuplement très dense ; au delà apparaissent les *Prunus avium* de la parcelle H. A droite, la prairie artificielle (« Luz ») vient d'être fauchée ; de nombreuses annuelles y fleurissent.

		Fr./39	
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	32	2.3
»	<i>Poa annua</i>	23	2.2
»	<i>Vicia hirsuta</i>	21	1.1
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	20	1.2
»	<i>Crepis virens</i>	20	1.1
»	<i>Veronica arvensis</i>	20	1.1
»	<i>Agrostis interrupta</i>	15	1.1
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	11	+ .1
»	<i>Erigeron canadensis</i>	11	+ .1
G	<i>Poa angustifolia</i>	10	+ .1
»	<i>Setaria viridis</i>	10	+ .2
»	<i>Stellaria media</i>	8	
H	<i>Poa trivialis</i>	7	
T	<i>Saxifraga tridactylites</i>	7	
»	<i>Holosteum umbellatum</i>	6	
»	<i>Bromus tectorum</i>	5	

plus 20 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (14 monocarpiques, 3 H, 3 P).

1. Cf. rôle de cette espèce dans la fixation des sables : LEACH, 1931.

Spectre biologique :

	T + H ₂	H	G
SB	84,4	12,5	3,1 %
SC	90,1	5,9	4,0 %

On voit que, malgré le nombre assez grand d'espèces vivaces, ce sont les annuelles qui forment encore l'essentiel du peuplement ; elles seules ont, dans l'ensemble, une vigueur à peu près normale. Parmi les herbacées vivaces, *Melandryum* est bien développé. Les « arbres » ont un aspect lamentable et la plupart sont morts dès la fin de 1952.

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Papaver dubium</i>
<i>Eragrostis minor</i>	<i>Plantago ramosa</i>
<i>Erodium Cicutarium</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Minuartia tenuifolia</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>

Toutes sont des annuelles de cultures sarclées et de sables arides. Pour beaucoup, il s'agit seulement d'une « éclipse », car elles ont été revues en 1953.

b) en régression :

<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Melandryum album</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Papaver Rhæas</i>	

Toutes sont des annuelles, même *Melandryum*, pour lequel les individus annuels ont disparu, alors que ceux qui persistaient ont vécu et fleuri, encore au moins un an, se comportant comme vivaces.

Il ne semble pas que ce soit la concurrence des herbacées qui ait fait régresser ou disparaître les espèces ci-dessus. Les espaces libres, ou seulement occupés par la strate muscinale, sont encore nombreux.

c) en progression :

<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	+ <i>P. trivialis</i>
+ <i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>O. semidecandrum</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Orepis virens</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	

Deux seulement sont vivaces (+).

d) nouvelles (+ : fugaces, disparues sans fleurir dès l'hiver) :

	Origine		Origine
<i>Bromus tectorum</i>	A, J	<i>Myosotis collina</i>	Luz
<i>Campanula Rapunculus</i>	Pel	<i>Poa pratensis</i>	»
+ <i>Carpinus Betulus</i>	P	<i>Rumex crispus</i>	Pel
<i>Lamium amplexicaule</i>	C	<i>Senecio Jacobæa</i>	C
<i>Medicago Lupulina</i>	C, J	+ <i>Viola hortensis</i>	C

Seules les deux Graminées sont apparues d'emblée par nombreux individus ; elles avaient des porte-graines abondants et de haute taille à très faible distance.

ANNÉE 1953.

La végétation est encore clairsemée au centre et sub-continue en bordure. Les plantes sont vigoureuses, peut-être à la suite d'un été humide et très peu ensoleillé. *Ceratodon purpureus* couvre plus du quart de la parcelle ; très fertile, il fixe le sable efficacement ; pourtant, les germinations de Phanérogames sont peu nombreuses au sein de ses peuplements denses.

		Fr./39	
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	33	2.2
»	<i>Crepis virens</i>	30	2.2
G	<i>Poa angustifolia</i>	27	2.1
T	<i>Erigeron canadensis</i>	20	1.1
»	<i>Bromus tectorum</i>	18	1.1
»	<i>Veronica arvensis</i>	17	1.1
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	13	
»	<i>Agrostis interrupta</i>	9	
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	(8)	
T	<i>Myosotis collina</i>	8	
»	<i>Saxifraga tridactylites</i>	8	
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	7	
T	<i>Delphinium Ajacis</i>	6	
H	<i>Melandryum album</i>	5	
T	<i>Papaver dubium</i>	5	
»	<i>Poa annua</i>	5	

plus 20 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (16 monocarpiques, 2 H, 2 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	P	%
SB	80,0	14,2	2,9	2,9	%
SC	79,9	9,2	10,4	0,5	%

Les herbacées vivaces sont maintenant importantes, non seulement par leur nombre, mais dans la physionomie du peuplement. Pour la première fois un arbre (*Ulmus*) persiste et se développe.

Évolution.

a) espèces disparues :

Presque toutes étaient représentées les années précédentes par 1-2 individus, sauf deux (+) assez abondantes en 1952.

<i>Campanula Rapunculus</i>	+ <i>Stellaria media</i>
<i>Carpinus Betulus</i>	<i>Teesdalea nudicaulis</i>
<i>Cerastium caespitosum</i>	+ <i>Vicia hirsuta</i>
<i>Medicago Lupulina</i>	<i>Viola hortensis</i>
<i>Robinia Pseudacacia</i>	

b) en régression :

Poa trivialis est seul vivace ; les autres sont des annuelles craignant la concurrence :

<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Holosteum umbellatum</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Setaria viridis</i>

c) en progression :

<i>Bromus tectorum</i>	<i>Myosotis collina</i>
<i>Crepis virens</i>	+ <i>Papaver Rhœas</i>
<i>Delphinium Ajacis</i>	<i>Poa angustifolia</i>
+ <i>Erigeron canadensis</i>	<i>Senecio Jacobæa</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Silene conica</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	+ <i>Trifolium campestre</i>

La plupart sont encore des annuelles de friches ; parmi elles, notons des plantes (+) qui avaient temporairement régressé en 1952. De même, plusieurs annuelles ont réapparu :

<i>Erodium Cicutarium</i>	<i>Plantago ramosa</i>
<i>Papaver dubium</i>	

d) nouvelles :

	Origine		Origine
<i>Agrostis vulgaris</i>	C, J	<i>Papaver Argemone</i>	Sarc.
<i>Bromus mollis</i>	C	<i>Ulmus campestris</i>	Parc
<i>Hypericum perforatum</i>	C, J	<i>Veronica agrestis</i>	Luz

Toutes venaient des environs immédiats, *Papaver* et *Veronica* sont apparus en des points encore peu peuplés et ont très vite disparu.

ANNÉE 1954.

Le peuplement est encore clairsemé : la seule Graminée sociale est *Poa pratensis* ssp. *angustifolia* dont les rhizomes n'apparaissent pas en surface et dont les rameaux florifères sont peu denses ; les annuelles, encore nombreuses, sont petites. *Ceratodon purpureum* fixe le sable en larges plaques brunes et sombres plus fréquemment détruites au centre du terrain. La première cause de destruction paraît être l'action des Fourmis, qui remontent de petits tas de sable (1-2 cm) recouvrant les Muscinées ; la rupture du tapis muscinal peut être agrandie par le vent, au moins au centre du terrain ; il en résulte de petites dépressions de salbe nu, à peuplement difficile et où peuvent se trouver encore quelques annuelles des stades initiaux.

		Fr./39	
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	39	2.1
G	<i>Poa angustifolia</i>	32	2.2
T	<i>Bromus tectorum</i>	19	1.1
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	14	1.2
T	<i>Myosotis collina</i>	11	
»	<i>Veronica arvensis</i>	11	
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	10	
T	<i>Bromus mollis</i>	6	
»	<i>Crepis virens</i>	6	
»	<i>Vicia hirsuta</i>	6	
»	<i>Erigeron canadensis</i>	5	
»	<i>Trifolium campestre</i>	5	

plus 16 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (10 monocarpiques, 5 H, 1 P).

Parmi toutes les espèces semées sur les divers terrains (cf. chap. VI, p. 26), deux (*Artemisia*, *Silene Otites*) ont eu un développement complet, alors qu'elles sont restées invisibles sur toutes les autres parcelles.

Spectre biologique :

	T + H ₂	H	G	P
SB	67,8	25,0	3,6	3,6 %
SC	65,6	17,2	16,7	0,5 %

Les espèces semées ont été comptées : leur influence est d'ailleurs faible sur le spectre brut et négligeable sur le spectre corrigé. Cela ne change rien au fait essentiel, la nette régression des annuelles.

Évolution.

a) espèces disparues :

En dehors d'un « arbre », aux germinations chétives, une seule est vivace (+).

<i>Acer Negundo</i>	<i>Papaver Argemone</i>
<i>Agrostis interrupta</i>	<i>P. dubium</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>P. Rhœas</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>	<i>Plantago ramosa</i>
<i>Delphinium Ajacis</i>	+ <i>Poa trivialis</i>
<i>Erodium Cicutarium</i>	<i>Silene conica</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Veronica agrestis</i>

Ce sont des annuelles de cultures ou des psammophiles xérophiles très sensibles à la concurrence.

b) en régression :

<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Melandryum album</i>
<i>Crepis virens</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	

Toutes sont des espèces de friches, la plupart annuelles.

c) en progression :

<i>Agrostis vulgaris</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
<i>Bromus mollis</i>	

d) nouvelles :

En dehors de deux plantes semées et d'une réapparition : *Vicia hirsuta*, ce sont :

<i>Oxalis stricta</i>	Origine Ts terr.	<i>Valerianella olitoria</i>	Origine Luz
<i>Poa nemoralis</i>	C		

Elles se sont implantées dans les parties les plus clairsemées du peuplement.

*Caractères du peuplement S.*1. — *Existence d'espèces caractéristiques :*

La végétation à la fin de la cinquième année est encore très clairsemée, mais le sol est à peu près entièrement fixé par de larges plaques de Bryophytes (Acrocarpes) : *Bryum argenteum* et surtout *Ceratodon purpureum* ; cette dernière possède une valeur caractéristique certaine vis-à-vis des autres peuplements sur sol artificiel.

Parmi les Phanérogames, il en est de même pour *Poa angustifolia* qui, en dehors de S ne se trouve que sur F, où il a finalement régressé. *Delphinium Ajacis* a eu un développement normal uniquement ici ; pourtant, cette espèce est vigoureuse et fertile dans les cultures voisines, sur des sols identiques à ceux des parcelles J mais dénudés : c'est donc surtout la faible concurrence des autres espèces qui a permis à cette Renonculacée de se maintenir exclusivement en S. Nous verrons que les résultats des semis (chap. VI, p. 265) peuvent être interprétés souvent de la même façon.

D'autres annuelles, considérées comme xérophiles et surtout psammophiles : *Cerastium semidecandrum* et *Myosotis collina*, tout en étant plus abondantes sur S, se retrouvent sur l'ensemble des terrains étudiés.

Toutes les espèces spéciales à S n'ont eu qu'une importance négligeable dans l'évolution du peuplement. Les seules ayant une valeur caractéristique sont des espèces introduites, plantées en 1951, qui se sont maintenues ici mieux que sur tous les autres terrains, mais dont l'expansion a été faible ou nulle. D'ailleurs, elles avaient disparu en 1954.

Il n'existe aucune « caractéristique négative », c'est-à-dire aucune espèce existant sur tous les terrains à l'exception de S. Cependant, en dehors des plantes craignant la concurrence, plusieurs ont disparu sans évoluer (+) ou bien ont fleuri sans donner de semences fertiles. Ce sont :

+ <i>Acer Negundo</i>	<i>Papaver Argemone</i>
+ <i>Anagallis phænicea</i>	<i>Reseda lutea</i>
<i>Campanula Rapunculus</i>	+ <i>Robinia Pseudacacia</i>
+ <i>Carpinus Betulus</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Medicago Lupulina</i>	<i>Veronica agrestis</i>
<i>Minuartia tenuifolia</i>	+ <i>Viola hortensis</i>

2. — Origine des espèces :

Toutes les herbacées sont venues du voisinage immédiat et beaucoup des terrains expérimentaux voisins où leurs porte-graines étaient abondants et très proches. Parmi les « arbres », un seul, non fugace, a franchi environ 50 m, ce qui fait que 2 % du peuplement ont une origine « lointaine ».

3. — Évolution du peuplement.

A. Variations qualitatives (cf. fig. 16).

Première année :

seule *Eragrostis minor* est à son maximum d'expansion.

Deuxième année :

<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Papaver Rhæas</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Setaria viridis</i>

plantes de cultures sarclées.

Troisième année :

<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>P. trivialis</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	<i>Vicia hirsuta</i>

toutes annuelles, sauf *Poa trivialis* dont l'évolution est la même dans tous les terrains, mais ici avec une expansion maximum beaucoup plus faible.

Les deuxième et troisième années sont marquées par l'expansion d'*Arenaria serpyllifolia* et *Stellaria media*.

Quatrième année :

Maximum de *Crepis virens* et beaucoup moins net de *Geranium molle* et *Lamium amplexicaule*.

Les troisième et quatrième années sont caractérisées par *Saxifraga tridactylites* et *Veronica arvensis*.

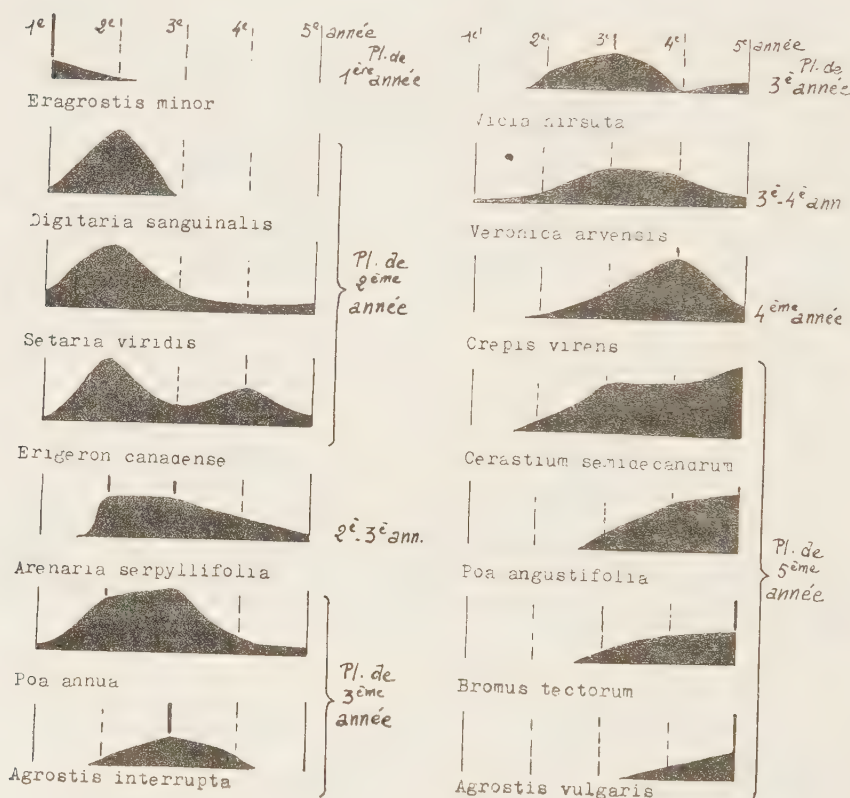


Fig. 16 - Evolution du peuplement S.

Cinquième année :

Les espèces suivantes n'ont cessé de progresser depuis leur apparition :

Agrostis vulgaris
Bromus mollis
 + *Br. tectorum*

+ *Cerastium semidecandrum*
Myosotis collina
Poa angustifolia

soit encore plus de la moitié d'annuelles, favorisées par le peuplement encore très ouvert ; deux espèces (+) étaient déjà abondantes la quatrième année.

Le stade initial (tabl. 11 bis) peut être considéré ici comme durant 2 ans, en raison de la pauvreté du peuplement 1950, où même *Eragrostis minor* a eu un développement médiocre.

Il est probable que les Graminées vivaces (*Agrostis*, *Poa*) tendront ensuite à constituer une pelouse lâche, à nombreux vides favorables au maintien d'annuelles (*Cerastium*, *Bromus*...) et de Bryophytes, semblable par sa structure aux groupements graminéens qui résultent de l'évolution progressive des *Corynephoreta*.

TABL. 11 bis - Evolution de la parcelle S.

1954	Friche à <i>Cerastium semidecandrum</i> ,	{	stade à <i>Agrostis vulgaris</i>
1953	<i>Poa angustifolia</i> et <i>Bromus tectorum</i>		stade à <i>Crepis virens</i>
1952	Jachère à <i>Agrostis interrupta</i> , <i>Poa annua</i> et <i>Vicia hirsuta</i>	{	stade à <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Setaria viridis</i> et <i>Brigeron c.</i>
1951	Stades initiaux à plantes très dispersées fixant progressivement le sable.		stade à <i>Eragrostis minor</i>
1950			

B. Variations quantitatives.

a) Coefficient de stabilité.

Ses valeurs successives sont :

- 33,3 % entre 1950 et 51
- 67,5 % « 1951 et 52
- 73,2 % « 1952 et 53
- 56,1 % « 1953 et 54

Ces valeurs, plus faibles que celles de tous les autres terrains, indiquent un important renouvellement de la population, particulièrement à son stade initial.

b) Spectre biologique (fig. 17) :

Les annuelles sont de beaucoup les plus importantes, malgré une régression de plus en plus rapide. Parmi les vivaces, les arbres ont un rôle à peu près négligeable. La progression des hémicryptophytes est assez régulière, tant en nombre d'espèces (SB) qu'en fréquence (SC) ; le seul géophyte (*Poa angustifolia*) acquiert cependant une importance égale (SC).

Les figures 17, E et Fr soulignent l'importance des thérophytes. Ceux-ci n'ont commencé à reculer en nombre d'espèces et surtout en fréquence qu'en 1954, tandis que la progression des vivaces a été lente et tardive. Le nombre total d'espèces passe par un maximum moins accusé et plus tardif qu'en A et C (fig. 17, E, cf. fig. 13, E et 15, E). Remarquons aussi la pauvreté du stade initial (fig. 17, Fr.).

c) disparitions, espèces nouvelles (tabl. 12).

Les pertes (ligne 1 du tableau 12) sont relativement peu nombreuses, sauf en 1954. Le nombre des espèces nouvelles est encore important la dernière année, contrairement à ce qui a été observé dans les autres

terrains. Les apports nouveaux ont donc joué un rôle aussi important que la sélection dans l'évolution de la parcelle S : 17,8 % des plantes du peuplement 1954 étaient nouvelles ; 67,9 % seulement étaient installées

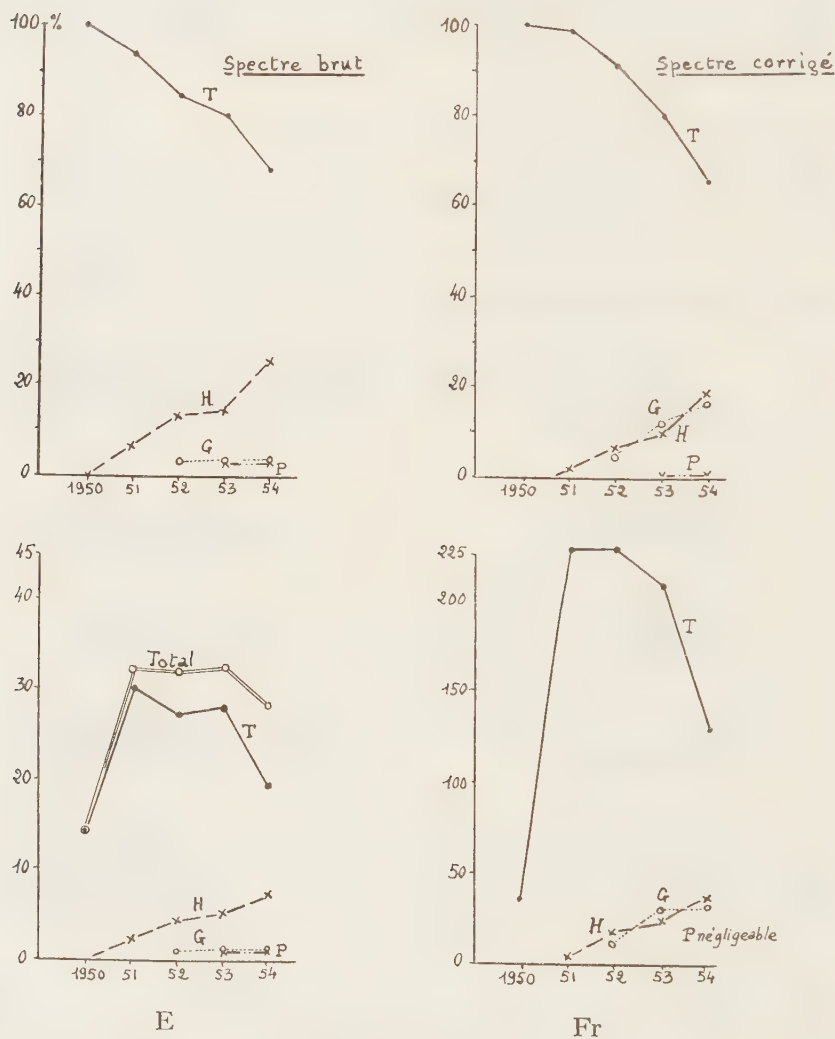


FIG. 17. — Evolution de la parcelle S : en haut, spectre biologique, en bas, variations du nombre d'espèces (à gauche, E) et de la somme des fréquences (Fr, à droite).

depuis plus de deux ans. Si on tient compte des fréquences (ligne 5) on constate que, malgré le très faible rôle du peuplement initial, ce sont les plantes des trois premières années qui forment le fond de la population 1954 (84,4 % contre 2,6 % de nouvelles venues).

TABL. 12 - Nombre d'espèces:	1950 (et 49)	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	1	5	5	13
2°-nouvelles	12	21	8	6	5
3°-de 1954 présentes chaque année	6	8	5	4	5
-idem %	21,4	28,6	17,8	14,3	17,8
4°-idem % compte tenu des fréq. (voir texte avant tabl.8)	14,1	32,3	38,0	13,0	2,6

TABL. 13 - Terrain S .	1950	1951	1952	1953	1954
P Acer Negundo		(2)	(2)	(1)	
T Agrostis interrupta		4	15	9	
H A. vulgaris				8	14
T Anagallis phoenicea	(1)				
" Arenaria serpyllifolia		20	20	13	2
H Artemisia campestris (semée)					1
T Bromus mollis				1	6
" Br. sterilis		1	1	2	2
" Br. tectorum			5	18	19
T! Campanula rapunculus			1		
T Capsella Bursa-pastoris		7	11	2	
P Carpinus Betulus			(1)		
H Cerastium coespitosum		1	2		
T C. glomeratum		1	1	1	
" C. semidecandrum		10	32	33	39
" Crepis virens		3	20	30	6
" Delphinium Ajacis	1	3	4	6	
" Digitalia sanguinalis	6	33			
" Eragrostis minor	9	1			
" Erigeron canadense	1	36	11	20	5
" Erodium Cicutarium (introduite)		1	-	1	
" Geranium molle		1	1	4	1
" Holosteum umbellatum	"	1	6	2	1
H Hypericum perforatum				2	4
T Lamium amplexicaule			2	4	
T! Medicago Lupulina			1		
H Melandryum album	1	7	4	5	2
T Minuartia tenuifolia		1			
" Myosotis collina			3	8	11
" Oxalis stricta					1
" Papaver Argemone				2	
" P. dubium		6	-	5	
" P. Rhoeas		10	1	3	
" Plantago ramosa (introduite)		1	-	1	
G Poa angustifolia		?	10	27	32
T P. annua	3	17	23	5	2
H P. nemoralis					1
" P. trivialis		2	7	2	
T! Reseda lutea	1				
P Robinia pseudacacia	(1)	(2)	(2)		
H2 Rumex crispus			1	1	1
T Saxifraga tridactylites	1	2	7	8	3
H Senecio Jacobaea			1	7	10
T Senecio vulgaris	2	2			
" Setaria viridis	8	35	10	3	4
" Silene conica (introduite)		1	1	4	
H S. Otites (semé)					
T Sonchus oleraceus		1			
" Stellaria media	1	6	8		
" Teesdalea nudicaulis (introduite)		1	1		
" Trifolium campestre		2	1	4	5
P Ulmus campestris				1	1
T Valerianella Olitoria				1	
" Veronica agrestis					
" V. arvensis	1	5	20	17	11
" Vicia hirsuta		9	21	-	6
" Viola hortensis			(1)		

Le tableau 13 donne la liste de toutes les espèces reconnues sur S. Outre 5 fugaces, 4 introduites et 2 semées, il renferme 46 plantes à développement normal : 37 monocarpiques (80,4 %), 8 herbacées vivaces (17,4 %) et un « arbre » (2,2 %).

4. — PEUPLEMENT DU TERRAIN H.

Prélevé en juillet 1949, le sol humifère acide fut mis en place en septembre. Très rapidement apparut une végétation dense dont la composition floristique et l'abondance indiquaient l'origine : importation avec le substrat. Ces plantes étaient issues, soit de semences : *Ranunculus (Batrachium)* sp., *Apium (Helosciadium) inundatum*, *Sedum villosum*, *Illecebrum verticillatum*, *Montia minor*..., soit de fragments de souches ou de rhizomes : *Molinia*, *Carex* sp. pl. (*C. Goodenoughi*...), *Juncus* sp. pl. (*J. supinus*...), *Hydrocotyle*, *Lysimachia vulgaris*...

Pour obtenir une situation comparable, dans la mesure du possible, à celle des autres terrains artificiels, tout ce peuplement initial a été enlevé à la fin de l'hiver, ce qui a entraîné la destruction des quelques plantes ayant pu déjà s'introduire.

Plus tard (en été 1950 et même au début de 1951), ces plantes « importées » ont réapparu en petit nombre ; elles ont été aussi éliminées, en respectant la végétation nouvelle. Quatre de ces espèces, présentes dans le voisinage, n'ont pas été arrachées, car un ensemencement direct était possible, quoique peu probable :

Betula verrucosa
Leontodon hispidus

Rumex Acetosella
Taraxacum Dens-leonis

Si on considère en effet que ces plantes ne sont apparues sur aucun des autres terrains, même sur S et J qui leur étaient pourtant favorables (1), leur apport avec la terre humifère paraît à peu près certain. Cette remarque n'a pu être faite qu'assez tard, alors qu'il n'était plus possible d'enlever ces espèces vivaces ; de même, *Molinia caerulea* « apparue » en 1954 a certainement une origine identique.

Toutes ces plantes ont modifié le spectre biologique des stades initiaux, mais seul *Rumex Acetosella* a pu exercer une action sur l'évolution du peuplement.

Cette plante a eu un développement très rapide : le 4-5-50, trois rosettes sont visibles (fréquence 3) ; en juillet, sa fréquence passe à 24 (plus de 100 rosettes) ; début septembre, elle domine (rosettes innombrables, fréquence 33). Pourtant, elle ne semble pas freiner sensiblement l'implantation des autres espèces.

ANNÉE 1950.

		Fr./33	
H	<i>Rumex Acetosella</i>	33	5.5
T	<i>Senecio vulgaris</i>	27	1.1
T	<i>Stellaria media</i>	7	
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	5	

plus de nombreuses espèces (19), de fréquence égale ou inférieure à 3 (10 T, 2 H, 7 P).

1. Ceci est prouvé en particulier pour les semis : cf. p. 265.

On voit que la dominance de *Rumex Acetosella* n'a pas empêché l'implantation d'une végétation comparable par le nombre de ses espèces à celle des autres terrains. En revanche, la plupart de ces plantes ont une fréquence nettement plus faible qu'ailleurs.

Spectre biologique :

	T	H	P
SB	66,6	12,5	20,9 %
SC	57,7	33,6	8,7 %

La richesse en jeunes arbres, qui presque tous persisteront en se développant vigoureusement, apparaît tout de suite. La proportion anormalement forte des hémicryptophytes est due à la présence de la Petite-Oseille ; sans elle, le spectre biologique serait :

	T	H	P
SB	69,5	8,7	21,8 %
SC	84,5	2,8	12,7 %

valeurs comparables, pour les annuelles, à celles des autres terrains.

En dehors des arbres et des plantes « importées » signalées ci-dessus toutes les espèces du peuplement venaient des cultures sarclées à faible distance.

ANNÉE 1951.

Le *Rumex Acetosella* était encore très dense sur toute la surface H au début du printemps. On pouvait penser que cette plante, vivace et très dynamique par ses rhizomes denses et ramifiés, allait influencer l'évolution du peuplement, soit en l'accéléralant par l'élimination rapide des annuelles, soit en le stabilisant par le maintien de sa dominance. On peut, dès l'été, répondre par la négative : la fréquence du *Rumex* est en effet tombée à 11. Il n'a pu résister à la concurrence des annuelles, devenues denses et vigoureuses.

	Fr./33	
T <i>Erigeron canadensis</i>	27	2.2
» <i>Crepis virens</i>	19	2.1
» <i>Arenaria serpyllifolia</i>	15	1.2
» <i>Stellaria media</i>	14	1.2
» <i>Papaver dubium</i>	13	+ .1
H <i>Cerastium cæspitosum</i>	11	+ .1
» <i>Rumex Acetosella</i> (1)	11	1.1
T <i>Setaria viridis</i>	11	
» <i>Capsella Bursa-pastoris</i>	10	
» <i>Veronica arvensis</i>	9	
» <i>Cerastium semidecandrum</i>	7	
» <i>C. glomeratum</i>	6	
» <i>Poa annua</i>	5	
» <i>Digitaria sanguinalis</i>	4	
» <i>Lamium amplexicaule</i>	4	
P <i>Ulmus campestris</i>	(4)	

plus 19 espèces de fréquence égale ou inférieure à 3 (10 T, 3 H, 6 P).

Spectre biologique :

	T	H	P
SB	69,7	15,1	15,1 %
SC	79,5	14,5	6,0 %

1. Au printemps : fr. 32 ; abondance-sociabilité : 5.5.

Le spectre « corrigé » exprime bien l'importance des annuelles ; celle des arbres, vigoureux mais isolés, est mieux traduite par le spectre « brut ».

Évolution.

a) espèces disparues :

Chænorrhinum minus
Chenopodium album

Eragrostis minor
Senecio vulgaris

Ce sont les annuelles les plus caractéristiques de la flore des cultures sarclées ; seules, *Senecio* était abondante en 1950.

b) en régression :

En dehors du *Trifolium arvense*, négligeable, la seule est le *Rumex Acetosella* (cf. plus haut).

c) en progression :

Capsella Bursa-pastoris
Cerastium semidecandrum
Crepis virens
+ *Digitaria sanguinalis*

Oxalis stricta
+ *Setaria viridis*
Stellaria media
Veronica arvensis

Toutes sont des annuelles, dont certaines au moins (+), qui caractérisent, dans les autres terrains, les peuplements de première année, ont eu leur expansion retardée par la dominance initiale de *Rumex Acetosella* : elles ont progressé en même temps que le *Rumex* régressait.

d) nouvelles :

	Origine		Origine
<i>Acer pseudo-platanus</i>	P	<i>Papaver dubium</i>	A, C, J
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	A, C, J2...	<i>P. Rhæas</i>	A, C, J
<i>Bromus sterilis</i>	A	<i>Poa annua</i>	A, C, J
<i>Cerastium cæspitosum</i>	C	<i>P. trivialis</i>	A, C, J1
<i>C. glomeratum</i>	A	<i>Saxifraga tridactylites</i>	A, C, J
<i>Crepis setosa</i>	Luz	<i>Vicia hirsuta</i>	J1
<i>Geranium molle</i>	C		

La plupart sont encore des annuelles de cultures sarclées ou de friches récentes, qui existaient en 1950 dans presque tous les autres terrains. Elles se seraient peut-être introduites aussi en H dès la première année, en l'absence du *Rumex Acetosella*.

ANNÉE 1952.

La végétation est haute, vigoureuse et sans aucun vide (cf. phot. 3) ; les arbres dépassent nettement la strate herbacée.

		Fr./33	
H	<i>Cerastium cæspitosum</i>	22	3.3
T	<i>Oxalis stricta</i>	21	2.2
»	<i>Crepis virens</i>	18	2.2
H	<i>Poa trivialis</i>	17	1.2
T	<i>Cerastium glomeratum</i>	15	1.1
»	<i>Stellaria media</i>	15	1.2
»	<i>Bromus sterilis</i>	11	1.1
»	<i>Erigeron canadensis</i>	10	
H	<i>Rumex Acetosella</i>	9	
T	<i>Veronica arvensis</i>	6	
»	<i>Poa annua</i>	4	

plus de 20 espèces de fréquence égale ou inférieure à 3 (9 monocarpiques, 2 H, 9 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	P
SB	60,7	17,8	21,5 %
SC	64,4	29,3	6,3 %

Il montre que les arbres sont nombreux (SB, trois espèces fugaces étant d'ailleurs exclues du calcul) et que les herbacées vivaces s'étendent (SC).

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Crepis setosa</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Papaver dubium</i>	+ <i>Taraxacum Dens-leonis</i>
<i>P. Rhæas</i>	<i>Trifolium arvense</i>

sauf une accidentelle (+), toutes sont des annuelles.

b) en régression :

<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Lamium amplexicaule</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	

également annuelles de friches récentes.

c) en progression :

<i>Bromus sterilis</i>	<i>Oxalis stricta</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>O. glomeratum</i>	

toutes à hautes tiges, formant des touffes épaisses (vivaces) ou des groupes denses (annuelles).

d) nouvelles :

Les arbres : *Acer platanoides*, qui s'est maintenu à peine plus d'un an et *Quercus* sp. (*Robur*), venaient du parc. Les autres sont presque toutes encore des monocarpiques :

	Origine		Origine
<i>Agrostis interrupta</i>	C, J	<i>Senecio Jacobæa</i>	C
<i>Bromus tectorum</i>	A, J	<i>Tragopogon pratensis</i>	Pel.
<i>Mercurialis annua</i>	Sar.		

Seule, la dernière a dû franchir 15-20 m ; les autres vivaient en bordure même de H.

L'aspect de la végétation a peu changé en un an, bien que les plantes les plus visibles soient différentes.

ANNÉE 1953.

La végétation est toujours continue : herbes élevées et arbres très vigoureux. Cependant, en été, le sol était visible entre les chaumes des Graminées annuelles, dominant de nombreuses plantes naines déjà signalées dans les autres terrains.

	Fr./33	
T <i>Bromus sterilis</i>	33	4.4
» <i>Stellaria media</i>	28	2.2
» <i>Oxalis stricta</i>	14	2.2

T	<i>Geranium molle</i>	11	1.1
H	<i>Rumex Acetosella</i>	11	1.2
T	<i>Vicia hirsuta</i>	11	1.1
»	<i>Bromus tectorum</i>	10	1.3
H	<i>Cerastium cœspitosum</i>	10	1.1
T	<i>Crepis virens</i>	9	
H	<i>Poa trivialis</i>	9	
»	<i>Senecio Jacobæa</i>	8	
P	<i>Prunus avium</i>	(6) (1)	
T	<i>Bromus mollis</i>	4	

plus de 11 espèces de fréquence égale ou inférieure à 3 (4 T, 1 H, 6 P).

Spectre biologique :

	T	H	P
SB	52,2	21,7	26,1 %
SC	69,9	21,9	8,2 %

On assiste à une nouvelle expansion des annuelles : les *Bromus* en particulier forment des peuplements denses et élevés, parfois dominants et alors fortement éliminateurs. Les arbres (*Prunus avium*) commencent à donner de l'ombre sur une partie de H.

Évolution.

a) espèces disparues :

Ce sont d'abord deux jeunes arbres, *Acer Pseudoplatanus* et *Betula verrucosa*, dont la croissance était restée lente et qui semblent avoir été éliminés par les touffes denses de *Bromus sterilis*. Les autres sont presque toutes des annuelles de friches récentes :

<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Mercurialis annua</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Tragopogon pratensis</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Leontodon hispidus</i>	

b) en régression :

+ <i>Cerastium cœspitosum</i>	<i>Oxalis stricta</i>
<i>Crepis virens</i>	+ <i>Poa trivialis</i>

Deux vivaces (+) se sont comportées généralement de la même façon sur les autres terrains.

c) en progression :

L'*Arenaria serpyllifolia*, presque disparu en 1952, s'est multiplié de nouveau, sous forme de plantes naines (1-2 cm., 1-3 fleurs); les autres plantes, quoique presque toutes annuelles, sont vigoureuses :

<i>Bromus sterilis</i>	<i>Senecio Jacobea</i>
<i>Br. tectorum</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Geranium molle</i>	

d) nouvelles :

<i>Bromus mollis</i>	Origine A	<i>Hypericum perforatum</i>	Origine C, J
----------------------	--------------	-----------------------------	-----------------

plus deux réapparitions : *Erodium Cicutarium* et *Papaver Rhæas*.

1. Il n'existe toujours que deux individus mais qui deviennent touffus et se projettent de façon importante sur six surfaces-unités.

ANNÉE 1954.

La végétation a conservé les mêmes caractères ; les arbres ont poursuivi leur croissance et la totalité du terrain H reçoit leur ombre, quelques heures par jour.

		Fr./33	
T	<i>Bromus sterilis</i>	33	4.4
H	<i>Rumex Acetosella</i>	25	3.2
T	<i>Vicia hirsuta</i>	18	1.1
»	<i>Oxalis stricta</i>	17	1.2
H	<i>Molinia caerulea</i>	(12)	1.1
P	<i>Prunus avium</i> (1)	(10)	3.1
T	<i>Veronica arvensis</i>	8	
»	<i>Bromus mollis</i>	7	
H	<i>Hypericum perforatum</i>	7	
T	<i>Stellaria media</i>	7	
H	<i>Cerastium caespitosum</i>	6	
T	<i>C. glomeratum</i>	6	
»	<i>Geranium molle</i>	4	
H	<i>Poa trivialis</i>	4	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(4)	

plus 10 espèces de fréquence égale ou inférieure à 3 (5 monocarpiques, 1 H, 3 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	P	
SB	52,0	24,0	24,0	%
SC	58,2	31,1	10,7	%

Bien que les annuelles et les arbres soient plus visibles, le spectre biologique (surtout SC) traduit bien la proportion respective des trois types biologiques.

Évolution.

a) espèces disparues :

Toutes étaient en mauvais état physiologique l'année précédente :

<i>Acer platanoides</i>	<i>Erodium Cicutarium</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Papaver Rhœas</i>

b) en régression :

<i>Acer Negundo</i>	<i>Geranium molle</i>
<i>Bromus tectorum</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>Cerastium caespitosum</i>	<i>Senecio Jacobaea</i>
<i>C. semidecandrum</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Crepis virens</i>	

Toutes ces plantes ont partiellement disparu dans les parties où *Bromus sterilis* est très dense.

c) en progression :

<i>Bromus mollis</i>	<i>Rumex Acetosella</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Prunus avium</i>	

1. Trois individus, dont deux recouvrent à peu près totalement dix surfaces-unités.

La nouvelle expansion du *Rumex Acetosella* est intéressante. Elle permet d'affirmer que ce ne sont pas des modifications irréversibles du substrat (lassement, dessiccation...) qui ont entraîné la régression de la Petite-Oseille. Sa progression est due indirectement à la dominance de *Bromus sterilis*. En automne 1953, en effet, les emplacements couverts par les chaumes morts de cette Graminée, devenus à peu près vides de plantes vivantes, par suite de l'élimination des autres espèces, ont été colonisés par les rosettes de *Rumex*. Ici encore, ce sont donc des phénomènes de compétition qui expliquent le mieux les successions observées.

d) nouvelles :

Trois réapparitions, *Cerastium glomeratum*, *Tragopogon pratensis* et *Veronica arvensis*, paraissent de peu d'avenir. Ce sont des monocarpiques représentées par des individus isolés ou, plus souvent, nains.

Molinia caerulea est apparu brusquement en des points multiples, ce qui semble indiquer une survie de semences ou de rhizomes transportés avec le substrat (cf. p. 90).

Verbascum Thapsus, seule espèce vraiment « nouvelle », provient d'un petit terrain contigu dont l'étude n'a pu être poursuivie.

Caractères du peuplement H.

Le terrain H est le seul où les arbres ont eu un développement normal : *Prunus avium* en particulier couvre de son ombre une partie du tapis herbacé, où dominant *Bromus sterilis* et *Rumex Acetosella*, vigoureux mais laissant voir le sol entre leurs touffes.

1. — Existence d'espèces caractéristiques.

Si nous comparons seulement les terrains expérimentaux, il est incontestable que les arbres : *Prunus avium*, *Acer Negundo*, *Carpinus Betulus* en particulier, sont par la vigueur de leur développement de bonnes caractéristiques différentielles ; il n'en est pas de même si nous examinons l'écologie de ces plantes dans les forêts ou les parcs ; aucun n'est spécialement lié à un terrain humifère acide.

Parmi les herbacées, *Oxalis stricta* est nettement plus abondante en H et peut avoir une valeur caractéristique ; il en est de même de *Rumex Acetosella*, qui est assez répandue en LA et SNCF-D, parcelles alcaliques acides. Aucune espèce n'est spéciale au terrain H.

L'absence d'*Agrostis vulgaris*, *Holosteum umbellatum*, *Medicago Lupulina*, *Trifolium campestre*, plantes abondantes dans tous les terrains voisins, indique une incompatibilité probable entre l'écologie de ces espèces et la nature physico-chimique de H, la vigueur habituelle de la plupart de ces plantes leur permettant de triompher aisément de la concurrence des espèces sociales du terrain H. La seule espèce éliminée par concurrence peut être *Holosteum umbellatum*.

Les espèces suivantes ont disparu, très probablement sans donner de semences fertiles :

Acer platanoides
A. Pseudoplatanus
Agrostis interrupta
Betula verrucosa

Crepis setosa
Papaver dubium
Saxifraga tridactylites

2. — Origine des espèces.

Beaucoup (49 %) viennent des terrains expérimentaux voisins ; 37 % ont pour origine les cultures sarclées et 11 % la Luzerne, proches. Une

seule espèce (3 % des herbacées) a franchi au moins 15 m : il s'agit d'une anémochore à aigrette (*Tragopogon*).

3. — Évolution du peuplement.

A. Variations qualitatives (fig. 18).

Première année :

Elle est nettement marquée par *Senecio vulgaris*. Le *Rumex Acetosella* ne peut être retenu car il est redevenu presque aussi abondant la cinquième année.

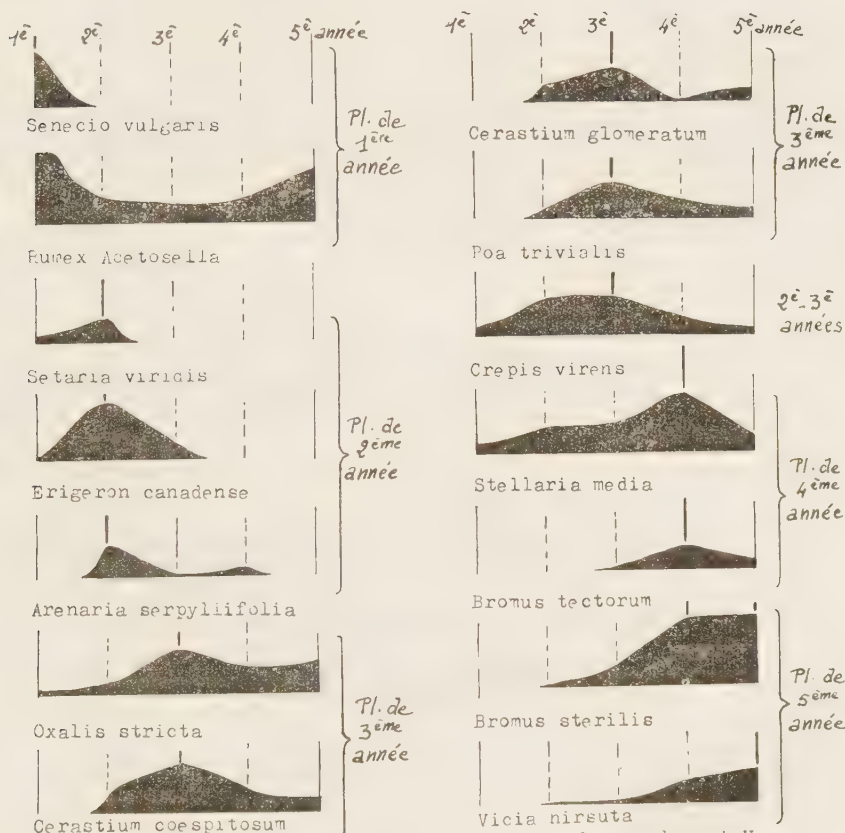


Fig. 18 — Evolution du peuplement H.

Deuxième année :

Elle est caractérisée aussi par des espèces de cultures sarclées, qui semblent ne pas avoir pu s'étendre plus tôt par suite de la dominance initiale de *Rumex Acetosella* :

Arenaria serpyllifolia
Capsella Bursa-pastoris
Cerastium semidecandrum

Erigeron canadensis
Papaver dubium
Setaria viridis

Troisième année :

Cerastium caespitosum et *Poa trivialis* ont eu la même évolution. De même les deux annuelles *Cerastium glomeratum* et *Oxalis stricta*, qui ont repris leur expansion la dernière année.

Les *Crepis virens* et *Veronica arvensis*, également annuels de friches, caractérisent les deuxième et troisième années.

Quatrième année :

A l'exception de *Senecio Jacobæa*, dont l'expansion a été faible, ce sont encore des annuelles :

Bromus tectorum
Geranium molle

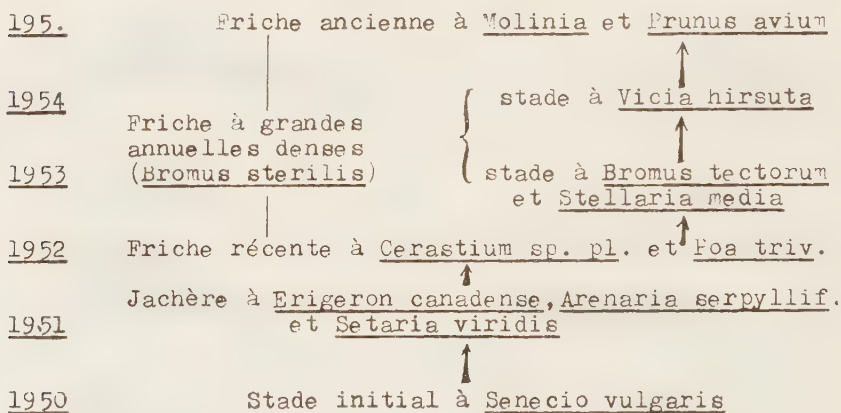
Stellaria media

Cinquième année :

Aux *Bromus mollis* et *Vicia hirsuta* se joint *Bromus sterilis* qui, tout en atteignant la fréquence maximum dès 1953, est devenu plus dense en 1954. L'arrivée de *Molinia caerulea*, Graminée vivace envahissante, peu sensible à la concurrence et à la diminution de l'intensité lumineuse, permet de prévoir avec quelque vraisemblance le stade suivant.

On aurait donc la succession (tabl. 13 bis) :

TABL. 13 bis - Evolution de la parcelle H .



Aucun de ces stades (sauf peut-être le stade terminal hypothétique), aucune des espèces à dominance successive, ou plus ou moins spéciales au peuplement H, ne révèlent la nature du substrat : ni l'acidité, ni l'absence de calcaire, ni la teneur en humus et en eau ne sont particulièrement favorables aux plantes les plus abondantes indiquées ci-dessus. La dominance initiale de *Rumex Acetosella* ne semble pas avoir modifié de façon perceptible l'évolution du peuplement, dont les phases sont semblables à celles des autres terrains.

B. Variations quantitatives.

a) Coefficient de stabilité.

- 54,1 % entre 1950 et 51
- 61,5 % « 1951 et 52
- 75,0 % « 1952 et 53
- 82,1 % « 1953 et 54

Soit une augmentation régulière de la stabilité du peuplement.

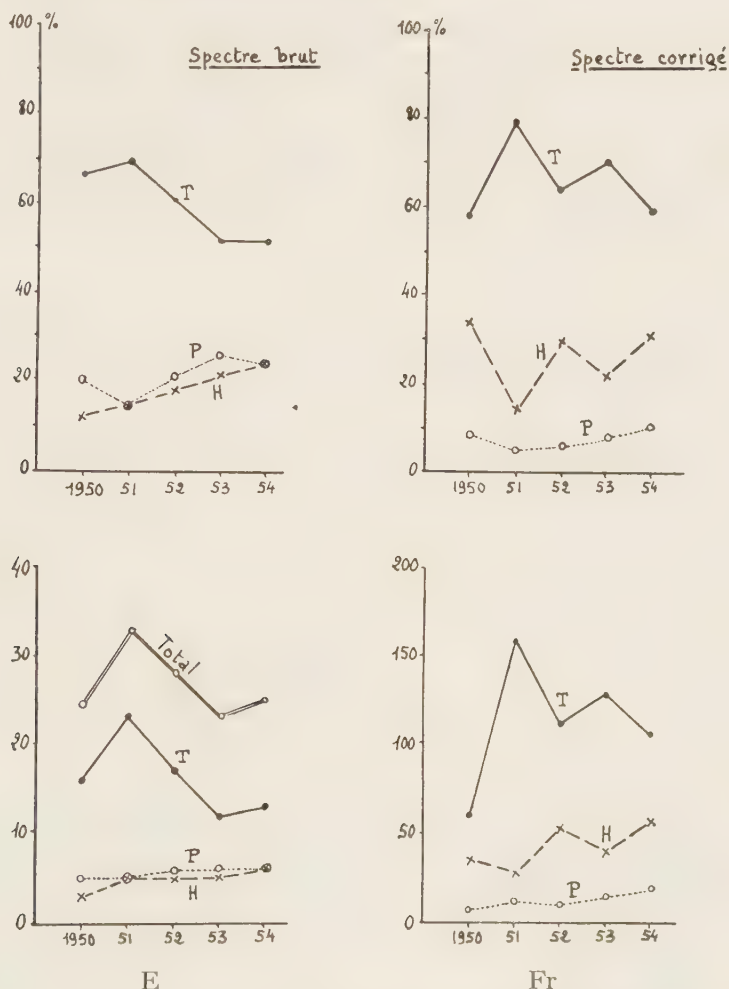


FIG. 19. — Evolution de la parcelle H : en haut, spectre biologique, en bas, variations du nombre d'espèces (E, à gauche) et de la somme des fréquences (Fr, à droite).

b) Spectre biologique (fig. 19).

Si nous ne tenons pas compte de 1950, où l'influence du *Rumex Acetosa* est difficile à apprécier, nous constatons que la régression lente

mais régulière des annuelles (SB, cf. aussi E) cesse en 1953. Le spectre corrigé montre mieux les variations de leur importance réelle dans la strate herbacée et met en évidence une légère diminution de leur abondance.

TABL. 14 - Nombre d'espèces:	1950	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	4	9	6	3
2°-nouvelles	24	13	6	2	2
3°-de 1954 présentes chaque année	11	6	4	2	2
-idem %	44,0	24,0	16,0	8,0	8,0
4°-idem % compte tenu des fréquences (voir texte avant tabl. 8)	43,2	38,8	3,3	7,6	7,1

TABL. 15 - Terrain H .	1950	1951	1952	1953	1954
P Acer Negundo	1	3	2	2	1
" A. platanoides			(2)	(2)	
" A. pseudo-platanus		(1)	(2)		
T Agrostis interrupta		1	1		
" Arenaria serpyllifolia		15	1	3	
P Betula verrucosa	(1)	(1)	(1)		
T Bromus mollis				4	7
" Br. sterilis		1	11	33	33
" Br. tectorum			3	10	1
" Capsella Bursa-pastoris	5	10			
P Carpinus Betulus	1	1	1	1	1
H Cerastium coespitosum		11	22	10	6
T. C. glomeratum		6	15	-	6
" C. semidecandrum	2	7	1	3	1
" Chaenorrhinum minus	1				
" Chenopodium album	1				
" Crepis setosa		1			
" Cr. virens	3	19	18	9	3
" Digitaria sanguinalis	1	4			
" Eragrostis minor	2				
" Erigeron canadense	1	27	10		
" Erodium Cicutarium (introduite)		1	-	1	
" Geranium molle		1	1	11	4
H Hypericum perforatum				2	7
T Lamium amplexicaule	3	4	2		
H Leontodon hispidus	1	1	1		
T Mercurialis annua			1		
H Molinia coerulea	?	?	?	?	12
T Oxalis stricta	1	3	21	14	17
" Papaver dubium		13			
" P. Rhoeas		3	-	1	
" Poa annua		5	4		
H P. trivialis		3	17	9	4
P Prunus avium	2	2	2	6	10
" Quercus sp. (Robur s. l.)			1	1	1
" Robinia pseudacacia	2	2	2	2	2
H Rumex Acetosella	33	11	9	11	25
T Saxifraga tridactylites		2			
H Senecio Jacobaea			2	8	3
T S. vulgaris	27				
" Setaria viridis	2	11			
" Sonchus oleraceus	1	1			
" Stellaria media	7	14	15	28	7
H Taraxacum dens-leonis	1	1			
H2 Tragopogon pratense			1	-	1
T Trifolium arvense	2	1			
P Ulmus campestris	3	4	3	3	4
H2 Verbascum Thapsus					1
T Veronica arvensis	1	9	6	-	8
" Vicia hirsuta		1	1	11	18

La proportion des herbacées vivaces augmente régulièrement (SB), bien que le nombre de leurs espèces reste à peu près invariable (fig. 19, E). SC exprime bien les difficultés de leur expansion, freinée à chaque poussée des grandes annuelles, mais la figure 19, Fr indique que leur fréquence a effectivement augmenté.

Bien que leur nombre soit resté constant (fig. 19, E), les arbres sont également en progrès (fig. 19 E et Fr).

c) *Disparitions, espèces nouvelles* (tabl. 14).

Les lignes 1 et 2 expliquent la relative stabilité du peuplement H ; le nombre des disparitions, comme celui des espèces nouvelles, décroît, le second d'ailleurs plus régulièrement que le premier.

Les lignes suivantes montrent que ce sont encore les plantes des stades initiaux qui forment l'essentiel du peuplement 1954. Tous les arbres, en particulier, étaient présents la première année.

Le tableau 15 renferme toutes les plantes observées sur H. Outre 3 « arbres » fugaces et une introduite, il comporte 46 espèces à développement complet : 32 monocarpiques (69,5 %), 8 herbacées vivaces (18,4 %) et 6 arbres (13,1 %).

5. — PEUPELEMENT DU TERRAIN J1.

Rappelons que deux parcelles sur « sol naturel » ont été délimitées dans le jardin du Laboratoire. De sol pratiquement identique, elles diffèrent essentiellement par la date de dénudation : printemps 1949 pour J1, octobre 1949 pour J2.

Il pourrait sembler logique d'étudier ensemble leur peuplement. En fait, les différences entre leur végétation sont importantes, du même ordre qu'avec n'importe quelle autre parcelle, ce qui justifie l'étude particulière de chacune.

ANNÉE 1949.

Dès l'été, la végétation est discontinue mais vigoureuse :

		Fr./42	
T	<i>Eragrostis minor</i>	36	1.2
»	<i>Digitaria sanguinalis</i>	19	1.1
»	<i>Setaria viridis</i>	14	
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	8	
»	<i>Poa annua</i>	7	
»	<i>Mercurialis annua</i>	1	

Ce sont les compagnes habituelles des cultures sarclées ; les semences de ces plantes viennent toutes, très probablement, du sol ; le petit nombre d'espèces indique que beaucoup de semences n'ont pas encore germé.

Au début de l'automne s'installent de nouvelles espèces, tendant au cours de l'hiver à couvrir complètement le sol : les *Papaver* aux énormes rosettes dominant. Parmi ces plantes, certaines ne fleuriront qu'en 1950 ; d'autres évoluent complètement en novembre-décembre avant de disparaître :

		Fr./42	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	39	2.2
»	<i>Stellaria media</i>	16	1.2
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	15	1.1
»	<i>Poa annua</i>	12	
»	<i>Lamium amplexicaule</i>	3	
»	<i>Veronica arvensis</i>	2	

Un individu de *Chenopodium* cf. *album* est mort sans fleurir.

On voit que la totalité du peuplement 1949 comporte 100 % de thérophytes. Cependant, tous les hémicryptophytes visibles en 1950 sont apparus au cours de l'hiver.

Cette végétation est exactement la même que celle de n'importe quelle parcelle de culture sarclée ; la plupart des espèces sont représentées par de nombreux individus. Tout cela indique que les semences étaient déjà en place dans le sol.

ANNÉE 1950.

Le peuplement est dense : annuelles fleuries et très vigoureuses, vivaces encore très discrètes.

		Fr./42	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	39	3.3
»	<i>Papaver dubium</i>	31	3.3
»	<i>Setaria viridis</i>	28	2.3
»	<i>Digitaria sanguinalis</i>	27	2.3
»	<i>Trifolium campestre</i>	18	1.1
»	<i>Stellaria media</i>	17	1.2
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	12	1.1
»	<i>Saxifraga tridactylites</i>	12	1.1
»	<i>Erigeron canadensis</i>	11	1.1
»	<i>Papaver Rhœas</i>	11	1.1
H	<i>Poa trivialis</i>	(11)	
T	<i>P. annua</i>	10	
H	<i>Reseda lutea</i>	8	
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	6	
»	<i>Eragrostis minor</i>	6	
»	<i>Papaver Argemone</i>	5	

plus 16 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (10 T, 4 H, 1 G, 1 P).

Les espèces suivantes (individus chétifs et isolés pour la plupart) ont disparu sans fleurir :

<i>Erophila verna</i>	<i>Urtica urens</i>
<i>Mercurialis annua</i>	<i>Valerianella</i> cf. <i>olitaria</i>
<i>Trifolium arvense</i>	

Spectre biologique :

	T	H	G	P	
SB	75,0	18,7	3,1	3,1	%
SC	88,6	9,8	0,2	1,4	%

De façon générale, toutes les espèces sont normalement vigoureuses, à l'exception des arbres. La fin de l'année est marquée par l'existence d'une épaisse couverture morte, constituée surtout par *Setaria*, *Digitaria* et les *Papaver*. Les *Reseda*, *Stellaria media* et les Graminées dressées percent, parfois facilement, cette couverture et constituent une strate discontinue mais localement très dense.

ANNÉE 1951.

La végétation est haute et continue ; les grandes annuelles dominent, mais les vivaces sont bien visibles.

		Fr./42	
T	<i>Stellaria media</i>	35	3.4
»	<i>Bromus tectorum</i>	32	4.3
»	<i>Erigeron canadensis</i>	32	3.3

T	<i>Agrostis interrupta</i>	30	2.2
H	<i>Poa trivialis</i>	27	2.3
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	26	2.3
»	<i>Setaria viridis</i>	19	1.2
»	<i>Vicia hirsuta</i>	17	1.1
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	13	1.1
H	<i>Medicago Lupulina</i>	12	1.1
»	<i>Agrostis vulgaris</i>	10	1.3
T	<i>Oerastium semidecandrum</i>	10	1.3
H	<i>Hypericum perforatum</i>	8	1.2
T	<i>Crepis virens</i>	6	
»	<i>Papaver Rhæas</i>	6	
»	<i>Saxifraga tridactylites</i>	6	
»	<i>Trifolium minus</i>	6	
P	<i>Acer Negundo</i>	(5)	
T	<i>Digitaria sanguinalis</i>	5	
»	<i>Holosteum umbellatum</i>	5	

plus 17 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (12 T, 2 H, 1 G, 2 P).

Spectre biologique :

	T	H	G	Ph
SB	77,7	16,6	2,8	2,8 %
SC	80,6	18,2	0,3	0,9 %

Les variations du spectre brut sont faibles ; le spectre corrigé exprime mieux la progression des herbacées vivaces.

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Eragrostis minor</i>	<i>Papaver dubium</i>
+ <i>Geranium molle</i>	+ <i>Veronica persica</i>

Deux (+) étaient représentées par des individus isolés, les autres abondantes, l'une en 1949, *Papaver* en 1950.

b) en régression :

En dehors d'une vivace de friches récentes (+), ce sont des annuelles de cultures sarclées :

<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	+ <i>Reseda lutea</i>
<i>Papaver Argemone</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>P. Rhæas</i>	<i>Setaria viridis</i>

c) en progression :

Beaucoup sont des vivaces (+) ; les annuelles sont souvent de haute taille (—) :

+ <i>Agrostis vulgaris</i>	+ <i>Medicago Lupulina</i>
— <i>Bromus tectorum</i>	+ <i>Poa trivialis</i>
— <i>Crepis virens</i>	<i>Stellaria media</i>
— <i>Erigeron canadensis</i>	<i>Veronica arvensis</i>
— <i>Holosteum umbellatum</i>	— <i>Vicia hirsuta</i>
+ <i>Hypericum perforatum</i>	

d) nouvelles :

Deux espèces d'arbres, venus du parc, ont persisté au maximum 2 ans (*Acer Negundo*) ou quelques mois (*Carpinus Betulus*). Les autres sont des annuelles :

	Origine (1)		Origine (1)
<i>Agrostis interrupta</i>	Luz	<i>Odontites serotina</i>	Luz
<i>Bromus mollis</i>	»	<i>Oxalis stricta</i>	C
<i>Br. sterilis</i>	J2	<i>Trifolium minus</i>	Luz
<i>Delphinium Ajacis</i>	S	<i>Veronica hederæfolia</i>	»

ANNÉE 1952.

L'hiver 1951-1952 voit s'accroître la couverture morte ; aucune espèce fleurie n'est visible ; le développement des espèces graminoides se poursuit ; toutes ces circonstances expliquent la disparition d'un nombre de plantes élevé et la faible quantité d'espèces « nouvelles ». Au cours de l'été, la végétation devient extrêmement dense.

		Fr./42	
H	<i>Poa trivialis</i>	42	2.2
T	<i>Vicia hirsuta</i>	28	1.1
H	<i>Hypericum perforatum</i>	12	1.2
T	<i>Bromus tectorum</i>	12	1.2
H	<i>Poa compressa</i>	12	1.2
»	<i>Agrostis vulgaris</i>	10	1.2
T	<i>Stellaria media</i>	9	

plus 24 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (17 monocarpiques, 3 H, 1 G, 3 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	P	%
SB	68,9	24,1	3,5	3,5	%
SC	48,2	50,6	0,6	0,6	%

ce qui traduit une régression importante du nombre et surtout de la fréquence des Thérophytes par rapport aux vivaces ; notons d'autre part que 4 de ces annuelles sont à l'extrême limite de la parcelle, et échappent ainsi à la concurrence.

Évolution.

a) espèces disparues :

Pour certaines (+), il s'agit d'une éclipse ; en raison de la densité de la couverture végétale, il est possible que ces plantes aient échappé aux recherches, ayant survécu sous forme d'individus nains.

+ <i>Bromus mollis</i>	<i>Papaver Argemone</i>
+ <i>Br. sterilis</i>	<i>P. Rhæas</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Polygonum Persicaria</i>
<i>Carpinus Betulus</i>	<i>Reseda lutea</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	+ <i>Trifolium minus</i>
<i>Medicago Lupulina</i>	<i>Veronica hederæfolia</i>

b) en régression :

<i>Acer Negundo</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Bromus tectorum</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Crepis virens</i>	<i>Ulmus campestris</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	

1. Il s'agit peut-être de semences dormantes, sauf (au moins) pour *Bromus sterilis* (cf. fig. 11).

Le nombre très grand d'espèces éliminées partiellement ou totalement est certainement en rapport avec la vigueur du peuplement ; tous les espaces « libres » sont recouverts d'une épaisse litière en voie de décomposition.

c) en progression :

Hypericum perforatum
Oxalis stricta
Poa compressa

Poa trivialis
Vicia hirsuta

vivaces ou annuelles à hautes tiges.

d) nouvelles :

Deux annuelles réapparaissent : *Geranium molle* et *Veronica persica*. Deux germinations d'*Acer Pseudoplatanus* viennent du parc. Deux autres espèces (*Carex glauca* et *Tragopogon pratense*) ont franchi une assez grande distance (15-25 m), si elles viennent de la pelouse à l'W. Peut-être s'agit-il de semences « dormantes », au moins pour la première. Les autres ont des porte-graines très proches :

Cerastium cæspitosum Origine C, S, J2
Crepis taraxacifolia Luz

Senecio Jacobæa C

ANNÉE 1953.

Au printemps, l'aspect est entièrement modifié : des surfaces importantes sont couvertes d'une litière sèche, à travers laquelle pointent surtout des rejets de Graminées (*Poa trivialis*, *Bromus*...). Ça et là, de grosses touffes de plantes à assimilation continue (*Stellaria*, *Agrostis*...) donnent au peuplement un aspect hétérogène. Cet aspect est masqué en été par les hautes tiges des Graminées, devenues dominantes.

		Fr./42	
T	<i>Bromus tectorum</i>	34	4.3
H	<i>Poa trivialis</i>	32	3.2
T	<i>Stellaria media</i>	22	1.2
H	<i>Agrostis vulgaris</i>	17	1.2
T	<i>Bromus sterilis</i>	14	1.2
»	<i>Setaria viridis</i>	7	
»	<i>Geranium molle</i>	6	

Plus 17 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (10 T, 5 H, 2 P).

Spectre biologique :

	T	H	P
SB	65,2	30,4	4,4 %
SC	63,5	35,9	0,6 %

Bien que le nombre des annuelles ait continué à décroître (SB), leur nouvelle expansion est visible (SC).

Évolution.

a) espèces disparues :

Toutes étaient représentées par des individus isolés :

Acer Negundo
Agrostis interrupta
Convolvulus arvensis
Crepis taraxacifolia

Poa annua
Saxifraga tridactylites
Tragopogon pratense
Veronica persica

b) en régression :

Toutes sont des plantes de friches. *Poa compressa* se maintient cependant indéfiniment dans les stations à végétation clairsemée : pelouses, ballast, vieux murs... Ici encore, sa régression semble due à la concurrence.

Cerastium semidecandrum
Delphinium Ajacis
Erigeron canadensis

Hypericum perforatum
Poa compressa
Vicia hirsuta

c) en progression :

Sauf la première, toutes sont des annuelles, certaines même de stades initiaux.

Agrostis vulgaris
Bromus tectorum
Crepis virens

Geranium molle
Stellaria media
Trifolium campestre

d) nouvelles :

Il s'agit uniquement de réapparitions : *Bromus sterilis* et *Trifolium minus*.

ANNÉE 1954.

La dominance des grands Bromes annuels est complète et uniformisée aussi bien l'aspect hivernal que le peuplement de l'été. *Bromus tectorum* s'étend partout, mais *Bromus sterilis*, dense et plus vigoureux, a une action destructrice beaucoup plus marquée.

		Fr./42	
T	<i>Bromus tectorum</i>	42	4.4
»	<i>Vicia hirsuta</i>	25	1.2
»	<i>Bromus sterilis</i>	19	1.2
[»	<i>Stellaria media</i>	11	1.2
»	<i>Geranium molle</i>	10	1.1
»	<i>Crepis virens</i>	7	
»	<i>Bromus mollis</i>	6	
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	6	
H	<i>Poa trivialis</i>	6	
T	<i>Erigeron canadensis</i>	5	

plus 13 espèces de fréquence inférieure à 4 (8 monocarpiques, 4 H, 1 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	P	
SB	73,9	21,7	4,4	%
SC	91,7	6,9	1,4	%

L'évolution qui se manifestait déjà en 1953 par une augmentation relative de l'importance des annuelles, s'est accentuée. Il faut remonter aux toutes premières années du peuplement pour retrouver des spectres biologiques comparables.

Évolution.

a) espèces disparues :

+ *Acer Pseudoplatanus*
Arenaria serpyllifolia
Hypericum perforatum

Setaria viridis
+ *Senecio Jacobæa*

Deux vivaces (+) n'ont joué aucun rôle dans le peuplement.

b) en régression :

Outre deux espèces d'importance négligeable (+), on trouve ici toutes les *Graminées vivaces*.

Agrostis vulgaris
+ *Cerastium cespitosum*
Poa compressa

Poa trivialis
Stellaria media
+ *Veronica arvensis*

c) en progression :

Toutes sont des annuelles.

Bromus sterilis
Cerastium semidecandrum
Crepis virens

Delphinium Ajacis
Geranium molle
Vicia hirsuta

d) nouvelles :

Comme l'année précédente, ce sont uniquement des réapparitions de monocarpiques à hautes tiges.

Agrostis interrupta
Bromus mollis

Crepis taraxacifolia
Tragopogon pratensis

Caractères du peuplement J1.

La cinquième année du peuplement est marquée par une expansion des annuelles qui, par leur abondance et leur densité, ont éliminé la plupart des vivaces. A ce sujet, les terrains J1 et J2 sont tout à fait particuliers.

L'évolution de cette parcelle (et de J2, cf. plus loin) est donc imprévue, si l'on se réfère aux observations classiques. Les annuelles (*Bromus* sp. en particulier) occupent solidement le terrain. Les rares vides (trous de mulots, emplacements de touffes de plantes mortes), sont immédiatement occupés, mais par de très nombreux semis d'annuelles ; là surtout s'observent les « réapparitions ».

1. — Espèces caractéristiques :

Carex glauca est la seule espèce « spéciale » ayant persisté. *Odontites serotina* a disparu rapidement. Parmi les nombreuses annuelles qui ont un grand rôle physionomique, nous retiendrons *Bromus tectorum*, nettement dominante.

Il est vraisemblable que J1 est édaphiquement très voisin de la pelouse qui s'étend à 15 m à l'W ; celle-ci peut être considérée normalement comme un stade âgé de l'évolution du peuplement J1. Pourtant nous ne constatons dans ce peuplement aucune tendance à l'installation des herbacées vivaces (hémicryptophytes, géophytes et chaméphytes) qui caractérisent la pelouse. Mieux : les quelques espèces de cette pelouse qui s'étaient installées en J1 sont en état de régression marquée (*Agrostis*, *Poa* vivaces) ou même ont disparu (*Senecio Jacobæa*).

La seule plante qui, présente partout ailleurs, manque en J1, est *Sonchus oleraceus* ; d'ailleurs, elle ne s'est pas implantée de façon marquée en J2. Les espèces qui ont disparu sans donner de semences fertiles sont :

Convolvulus arvensis
Odontites serotina

Senecio Jacobæa
Trifolium arvense

plus de nombreuses autres éliminées par la concurrence : *Acer*, *Carpinus*, *Erophila*...

2. — *Origine des espèces.*

60 % des espèces herbacées viennent à peu près certainement de semences en place ; 28 % ont pour origine la Luzerne voisine ; 8 % seulement viennent des terrains expérimentaux voisins et 2 espèces (4 %), venant de la pelouse située à l'W, ont franchi plus de 20 m pour atteindre le terrain J1.

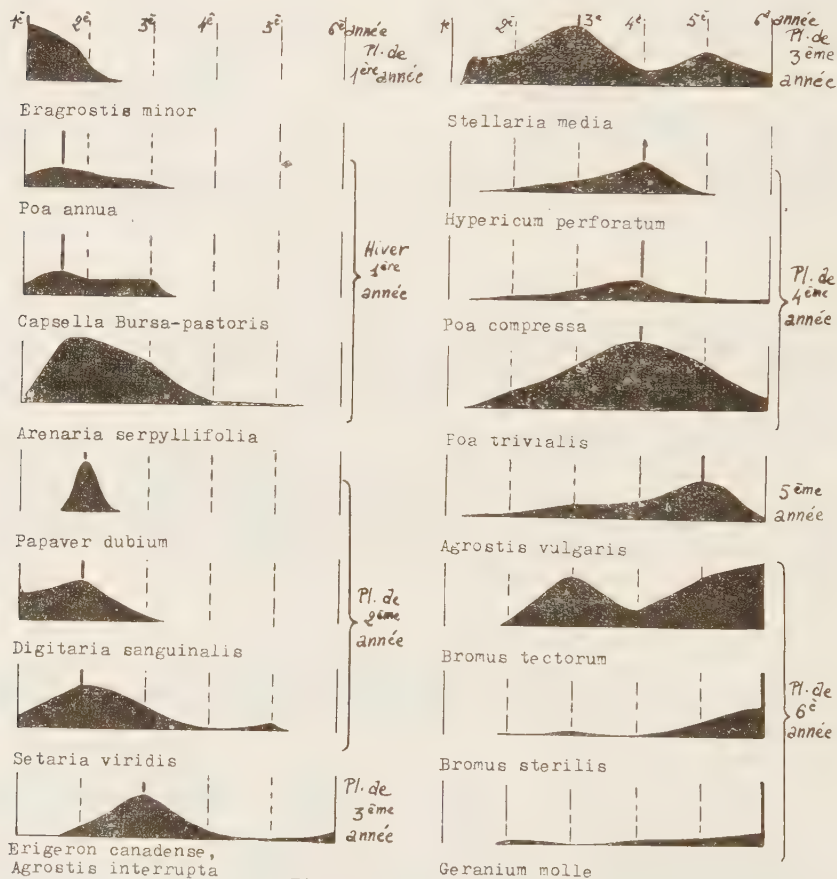


Fig. 20 — Evolution du peuplement J1.

3. — *Évolution du peuplement.*A. *Évolution qualitative* (fig. 20).

Plantes de 1^{re} année (1949) : la seule est *Eragrostis minor*.

Plantes de 2^e année : Ce sont des espèces de cultures sarclées, sauf deux (-); certaines ont leur maximum dès l'hiver (*Arenaria*, *Poa annua*).

Arenaria serpyllifolia
Digitaria sanguinalis
Papaver Argemone
P. dubium
P. Rhæas

Poa annua
 + *Reseda lutea*
Saxifraga tridactylites
Setaria viridis
 + *Trifolium campestre*

Capsella Bursa-pastoris, après un maximum dès l'hiver 1949-50, a ensuite peu régressé.

Plantes de 3^e année.

Agrostis interrupta
Cerastium semidecandrum
Erigeron canadensis

Medicago Lupulina
Stellaria media

Toutes sont des plantes de friches sablonneuses. Notons que *Bromus tectorum* présente un net maximum sur 1951, mais a repris son expansion après une régression marquée. Il en est de même, de façon moins nette, pour *Stellaria media*.

Plantes de 4^e année.

Hypericum perforatum
Poa compressa

Poa trivialis
Vicia hirsuta

la dernière ayant eu une évolution moins régulière. Les autres sont des espèces vivaces, à maximum accusé.

Plantes de 5^e année : Agrostis vulgaris, également vivace.

Plantes de 6^e année.

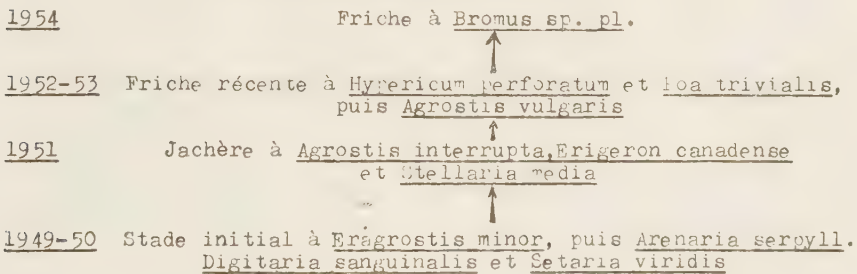
Bromus mollis
Br. sterilis

Bromus tectorum
Geranium molle

ce sont toutes encore des annuelles.

Nous avons donc la succession suivante (tableau 15 bis) :

TABL. 15 bis - Evolution de la parcelle J1 .



Il est à peu près impossible de prévoir le sens de l'évolution. Le stade de friche ancienne à plantes vivaces n'est pas encore atteint et rien ne permet de dire qu'il le sera dans un avenir proche.

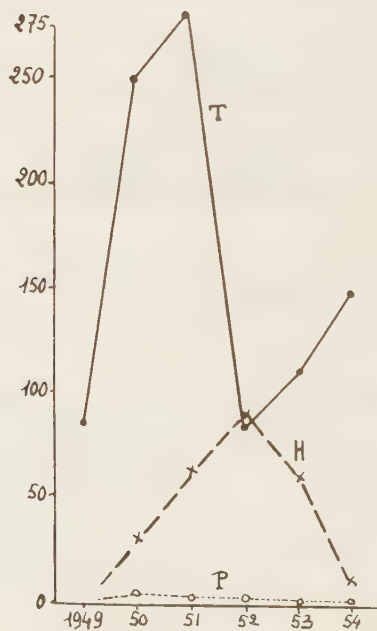
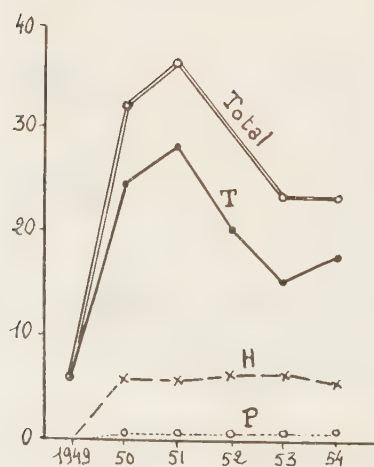
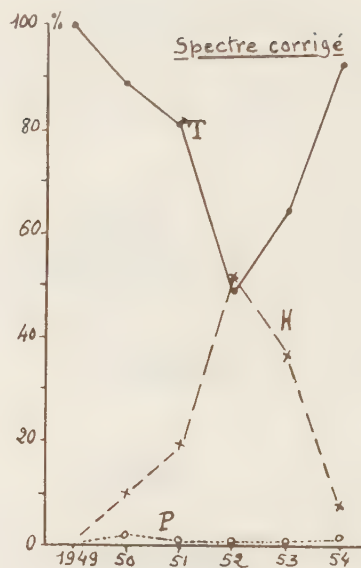
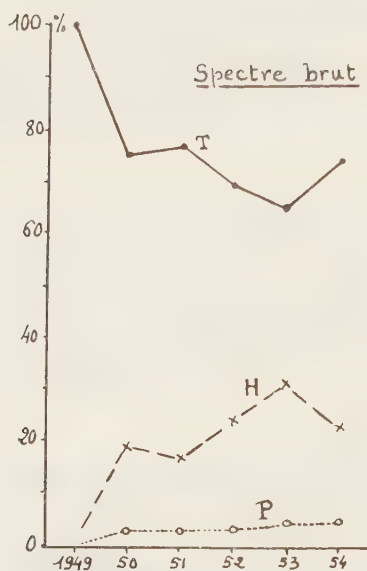


FIG. 21. — Evolution de la parcelle J1 : en haut, spectre biologique, en bas, variations du nombre d'espèces (à gauche, E) et de la somme des fréquences (Fr, à droite).

TABL. 16 - Nombre d'espèces :	1949	1950	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	1	2	11	5	4
2°-nouvelles	6	27	8	5	0	0
3°-de 1954 présentes chaque année	0	13	6	4	0	0
-idem %	0	56,5	26,1	17,4	0	0
4°-idem % compte tenu des fréq.	0	75,3	20,9	3,8	0	0
(voir texte avant tabl. 8)						

TABL. 17 - Terrain J1 .	1949	1950	1951	1952	1953	1954
P Acer Negundo			(5)	(2)		
" A. pseudo-Platanus				(2)	(2)	
T Agrostis interrupta			30	2	-	1
H A. vulgaris		3	10	10	17	1
T Arenaria serpyllifolia		39	26	1	2	
" Bromus mollis			2	-	-	6
" Br. sterilis			1	-	14	19
" Br. tectorum		2	32	12	34	42
" Capsella Bursa-pastoris	8	12	13			
H Carex glauca				1	2	2
P Carpinus Betulus			(1)			
H Cerastium coespitosum				1	2	1
T C. semidecandrum		6	10	4	2	6
" Chenopodium sp.	(1)					
G Convolvulus arvensis		1	1	1		
T Crepis taraxacifolia				1	-	1
" Cr. virens		1	6	1	4	7
" Delphinium Ajacis			2	3	1	2
" Digitaria sanguinalis	19	27	5			
" Eragrostis minor	36	6				
" Erigeron canadense		11	32	4	1	5
" Erophila verna		(1)				
" Geranium molle		1	-	1	6	10
" Holosteum umbellatum		2	5			
H Hypericum perforatum		3	8	17	1	
T Lamium amplexicaule		4	1	1		
H Medicago Lupulina		1	12			
T Mercurialis annua	1	(1)				
" Odontites serotina			1			
" Oxalis stricta			1	3	3	2
" Papaver dubium		31				
" P. Argemone		5	1			
" P. Rhoeas		11	6			
" Poa annua	7	10	4	1		
H P. compressa		2	3	12		
" P. trivialis		11	27	42	32	6
T Polygonum Persicaria		1	1			
H Reseda lutea		8	3			
T Saxifraga tridactylites		12	6	2		
H Senecio Jacobaea				1	1	
T S. vulgaris		3	2			
" Setaria viridis	11	28	19	1	7	
" Stellaria media		17	35	9	22	11
H2 Tragopogon pratense				1	-	2
T Trifolium arvense	(1)					
" Tr. campestre		18	13	2	4	3
" Tr. minus			6	-	2	3
P Ulmus campestris		4	3	1	1	1
T Urtica urens	(1)					
" Valerianella Olitoria	(1)					
" Veronica arvensis		1	2	2	2	1
" V. hederaceaefolia			1			
" V. persica		1	-	1		
" Vicia hirsuta		1	17	28	4	25

B. *Variations quantitatives.*a) *Coefficient de stabilité.*

— 15,1 %	entre 1949 et 50
— 75,0 %	« 1950 et 51
— 58,1 %	« 1951 et 52
— 84,3 %	« 1952 et 53
— 85,5 %	« 1953 et 54

On voit que la stabilité a fortement augmenté au cours des dernières années et qu'il n'y a pas forcément une liaison entre l'abondance des annuelles et le renouvellement de la population végétale.

b) *Spectre biologique* (fig. 21).

Le fait essentiel est la progression marquée des thérophytes (SB et surtout SC). On constate l'augmentation de la somme de leur fréquence, après une régression très marquée (min. 1952, fig. 21, Fr). Le nombre de leurs espèces est minimum en 1953 (fig. 21, E) et augmente peu ensuite. Ce n'est qu'en 1954 que les vivaces cèdent brusquement, leurs espèces devenant moins nombreuses (fig. 21, SB) et surtout moins fréquentes (fig. 21, Fr) ; elles avaient pourtant effectué pendant 4 ans une progression régulière.

Les arbres n'ont eu qu'un faible développement ; la plupart ont été éliminés et le seul Orme restant, d'aspect médiocre, est à la merci d'une cause accidentelle de disparition.

c) *Disparitions, espèces nouvelles* (tableau 16).

On voit l'importance des années 1950 et 51 dans le peuplement. Après 1952, l'évolution se fait uniquement par élimination.

Le tableau 17 indique toutes les espèces observées sur J1. Huit sont fugaces et 46 à développement normal : 35 annuelles (76,1 %), 9 hémicryptophytes (19,5 %), une géophyte (2,2 %) et un arbre (2,2 %).

6. — PEUPLEMENT DU TERRAIN J2.

En raison de l'époque tardive de la dénudation, aucune espèce n'a fleuri en hiver. Au début du printemps sont apparus, sur le sol nu, entre les rosettes des annuelles, des amas de *Nostoc commune* et quelques petits thalles de *Sphærocarpus* sp. A cette époque, la végétation est encore très clairsemée. Mais J2 a acquis un peuplement herbacé complet, sans aucun vide, dès la fin de l'été 1950 ; la plupart de ces plantes semblent provenir de semences en place (cf. p. 102).

		Fr./42	
T	<i>Setaria viridis</i>	42	3.3
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	41	2.2
»	<i>Eragrostis minor</i>	26	2.2
»	<i>Stellaria media</i>	22	2.3
»	<i>Papaver dubium</i>	21	2.3
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	18	1.2
T	<i>Chenopodium album</i>	14	1.1
»	<i>Ch. striatum</i>	11	1.1
»	<i>Digitaria sanguinalis</i>	8	
P	<i>Ulmus campestris</i>	(7)	
T	<i>Saxifraga tridactylites</i>	5	

Spectre biologique :

	Th	H
SB	88,5	11,5 %
SC	97,9	2,1 %

A la liste précédente, il convient d'ajouter un individu d'*Urtica urens* et un de *Trifolium arvense* qui ont disparu sans fleurir.

Ici comme en J1, les espèces sont pour la plupart vigoureuses et laissant à l'automne une très importante couverture morte. *Stellaria media*, *Senecio vulgaris*, les Capselles percent à peu près seules ce revêtement continu, qui a éliminé les Ormes.

ANNÉE 1951.

Le peuplement est dominé en été par les grandes annuelles, en particulier *Bromus sterilis* dense et vigoureux. Les autres espèces sont cependant normalement développées, à l'exception des germinations d'arbres.

		Fr./42	
T	<i>Erigeron canadensis</i>	41	2.2
»	<i>Bromus sterilis</i>	40	4.4
»	<i>Stellaria media</i>	33	2.3
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	32	2.2
»	<i>Papaver Rhæas</i>	27	2.3
»	<i>Holosteum umbellatum</i>	17	1.1
»	<i>Saxifraga tridactylites</i>	16	1.1
»	<i>Veronica arvensis</i>	14	1.1
»	<i>Crepis virens</i>	13	1.1
»	<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	12	1.1
»	<i>Papaver Argemone</i>	11	1.1
»	<i>Senecio vulgaris</i>	9	
»	<i>Trifolium campestre</i>	7	
P	<i>Acer Negundo</i>	(6)	
H	<i>Medicago Lupulina</i>	6	
T	<i>Oxalis stricta</i>	5	
»	<i>Poa annua</i>	5	
»	<i>Setaria viridis</i>	5	
H	<i>Poa trivialis</i>	5	

plus 20 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (14 monocarpiques, 4 H, 2 P).

Spectre biologique :

	T	H
SB	82,9	17,1 %
SC	93,9	6,1 %

On constate une légère régression des thérophytes (surtout en nombre) et une augmentation correspondante des herbacées vivaces.

Évolution du peuplement.

a) espèces disparues :

Ce sont, sauf la dernière, des espèces de cultures sarclées :

<i>Chenopodium album</i>	<i>Polygonum Persicaria</i>
<i>Ch. striatum</i>	<i>Portulaca oleracea</i>
<i>Eragrostis minor</i>	<i>Ulmus campestris</i>

b) en régression :

<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Papaver dubium</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Setaria viridis</i>

également annuelles de cultures.

c) en progression :

<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+ <i>Medicago Lupulina</i>
<i>Bromus sterilis</i>	<i>Oxalis recta</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Papaver Rhœas</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
+ <i>Hypericum perforatum</i>	

sauf deux espèces (+) toutes sont des annuelles, dont la progression est souvent très marquée.

d) nouvelles :

Quatre (+) ont disparu avant leur développement complet, au cours des années suivantes.

	Origine		Origine
+ <i>Acer Negundo</i>	Parc	<i>Crepis setosa</i>	Luz
+ <i>A. platanoides</i>	»	<i>Cr. virens</i>	H
+ <i>A. Pseudoplatanus</i>	»	+ <i>Hypochaeris radicata</i>	Luz
<i>Agrostis interrupta</i>	Luz	<i>Papaver Argemone</i>	J1
<i>A. vulgaris</i>	J1, C	<i>Poa trivialis</i>	J1, C, A
<i>Bromus mollis</i>	Luz	<i>Sonchus oleraceus</i>	A, H
<i>Br. tectorum</i>	J1, A	<i>Trifolium campestre</i>	J1
<i>Cerastium caespitosum</i>	C	<i>Veronica hederæfolia</i>	Luz
<i>C. semidecandrum</i>	J1, C, H	<i>Vicia hirsuta</i>	J1?

Les porte-graines de toutes ces espèces (à l'exception des arbres) étaient à quelques mètres.

ANNÉE 1952.

L'épaisse couverture morte due à *Bromus sterilis* a empêché toute floraison hivernale et entraîné la régression d'un grand nombre d'espèces.

		Fr./42	
T	<i>Bromus sterilis</i>	42	5.5
H	<i>Poa trivialis</i>	20	1.1
T	<i>Vicia hirsuta</i>	15	1.1
H	<i>Hypericum perforatum</i>	8	
T	<i>Oxalis stricta</i>	6	
P	<i>Acer Negundo</i>	(5)	
H	<i>Medicago Lupulina</i>	5	

plus 22 espèces de fréquence inférieure à 4 (17 T, 4 H, 1 P). Une vivace de fréquence 1 : *Euphorbia Cyparissias*, n'est apparue qu'en octobre.

Spectre biologique :

	T	H
SB	74,1	25,9 %
SC	69,3	30,7 %

Le recul des annuelles est très marqué (SB et surtout SC) : malgré la dominance de *Bromus sterilis*, les vivaces sont assez nombreuses et beaucoup, vigoureuses, sont présentes en plusieurs points du peuplement. Les arbres sont toujours « fugaces » : leur croissance est trop faible pour qu'ils puissent vaincre la concurrence des herbacées, même annuelles.

Évolution.

a) espèces disparues :

Annuelles, sauf un « arbre » et une hémicryptophyte de friches récentes (+) :

+ <i>Acer platanoides</i>	<i>Papaver Argemone</i>
<i>Anagallis phænicea</i>	<i>P. dubium</i>
<i>Bromus mollis</i>	+ <i>Reseda lutea</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Holosteum umbellatum</i>	

b) en régression :

Également annuelles de cultures ou de jachères :

<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Crepis virens</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Papaver Rhæas</i>	<i>Veronica arvensis</i>

Les espèces disparues ou en régression sont nombreuses ; le pouvoir éliminateur de *Bromus sterilis* paraît capital et explique aussi le faible nombre d'espèces en progression et nouvelles :

c) en progression :

<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Poa trivialis</i>	

d) nouvelles :

	Origine		Origine
<i>Geranium molle</i>	C	<i>Senecio Jacobæa</i>	C
<i>Myosotis collina</i>	Luz		

Les deux dernières sont apparues tardivement et n'ont pas fleuri.

ANNÉE 1953.

J2 présente un aspect uniforme, dû à la dominance de *Bromus sterilis*, très dense à peu près partout, sauf en quelques points (couverture morte ou touffes d'*Hypericum*) où il est plus clairsemé, mais non absent.

		Fr./42	
T	<i>Bromus sterilis</i>	42	5.5
»	<i>Vicia hirsuta</i>	16	1.1
H	<i>Hypericum perforatum</i>	8	+ .2
T	<i>Geranium molle</i>	7	

plus 14 espèces de fréquence inférieure à 4 (9 T, 4 H, 1 P).

Spectre biologique :

	T	H	
SB	70,6	29,4	%
SC	83,7	16,3	%

Le spectre brut indique un léger recul du nombre relatif d'espèces annuelles, mais le spectre corrigé montre la progression de leur fréquence. L'action éliminatrice de *Bromus sterilis* est particulièrement importante : jeune, il forme un gazon dense ; fleuri, une strate haute et continue ; en automne, la couverture morte qui en résulte détruit l'essentiel de la végétation, même les espèces vivaces.

a) espèces disparues :

La sélection a été sévère, puisqu'elle a même porté sur une herbacée vivace, d'ordinaire très dynamique (+) :

Acer Pseudoplatanus
Agrostis interrupta
 + *Agrostis vulgaris*
Crepis virens
Lamium amplexicaule
Medicago Lupulina

Mercurialis annua
Myosotis collina
Papaver Rhæas
Poa annua
Saxifraga tridactylites
Sonchus oleraceus

Toutes ces espèces ont une grande amplitude écologique et aucun des caractères édaphiques de J2 n'est incompatible avec leur persistance, ou même leur expansion : leur élimination est due à la concurrence vitale.

b) en régression :

Acer Negundo
Oxalis stricta

Poa trivialis
Stellaria media

Poa trivialis a eu le même comportement sur tous les terrains. Les autres plantes ont disparu l'année suivante.

c) en progression :

Toutes sont peu dynamiques et leur fréquence reste faible :

Geranium molle
Senecio Jacobæa

Setaria viridis

Aucune espèce n'est nouvelle. Deux annuelles sont réapparues, par pieds isolés : *Cerastium semidecandrum* et *Trifolium campestre*.

ANNÉE 1954.

La dominance de *Bromus sterilis* subsiste ; les autres espèces sont très discrètes et localisées :

		Fr./42	
T	<i>Bromus sterilis</i>	42	5.5
»	<i>Vicia hirsuta</i>	10	1.1
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	7	

plus 10 espèces de fréquence inférieure à 4 (5 T, 5 H).

L'évolution est très différente de celle observée en J1. La dominance quasi-exclusive de *Bromus sterilis* a entraîné un appauvrissement de la végétation, portant aussi bien sur les annuelles que sur les vivaces. Ces dernières se maintiennent en général en petits îlots isolés, ce qui se traduit par une différence importante entre le « spectre brut » et le « spectre corrigé » ; SB montre, en particulier, que le rapport entre annuelles et vivaces a peu varié, bien que le nombre total d'espèces ait fortement diminué.

Spectre biologique :

	T	H
SB	53,8	46,2 %
SC	81,3	18,7 %

Évolution.

a) espèces disparues :

Presque toutes sont des annuelles ; la seule vivace a eu une très faible importance dans le peuplement (+).

Arenaria serpyllifolia
 + *Cerastium cespitosum*
C. semidecandrum
Erigeron canadensis

Oxalis stricta
Setaria viridis
Stellaria media
Trifolium campestre

b) en régression :

La dernière seule a eu de l'importance dans le peuplement.

Geranium molle

Vicia hirsuta

Hypericum perforatum

c) en progression :

Leur dynamisme est en réalité assez faible ; ce sont des espèces de friches : *Bromus tectorum* et *Senecio Jacobæa*. Il en est de même pour les réapparitions : *Bromus mollis*, *Medicago Lupulina* et *Papaver Rhœas*.

d) nouvelles : *Poa compressa*, venu probablement de C.

Caractères du peuplement J2.

J2 ne renferme aucune plante spéciale. Sa pauvreté floristique semble résulter d'un fait purement accidentel, l'arrivée et l'expansion rapide de *Bromus sterilis*. Nous avons vu que cette espèce a éliminé la plupart des plantes qui l'accompagnaient pendant les premières années. Il est certain qu'en son absence, l'évolution de J2 aurait été très différente. Bien que J2 soit la seule parcelle où ce *Bromus* est dominant, on ne peut en faire une caractéristique.

De très nombreuses espèces ont disparu sans fructifier ; mais la concurrence est responsable de leur élimination, plutôt que les facteurs édaphiques ; ces plantes vivent bien sur tous les terrains naturels voisins, de même sol que J2.

Origine des espèces.

Seules, des plantes herbacées se sont maintenues et toutes semblent avoir pour origine des porte-semences proches de quelques mètres. Les espèces du premier peuplement viennent probablement de semences en place ; environ 30 % sont issues des terrains expérimentaux voisins et 10 % de la « Luzerne ».

Évolution du peuplement.

A. Évolution qualitative (fig. 22).

Première année :

Ce sont des annuelles de cultures sarclées :

Capsella Bursa-pastoris

Eragrostis minor

Chenopodium album

Papaver dubium

Ch. striatum

Setaria viridis

Digitaria sanguinalis

Deuxième année :

Encore annuelles de cultures ou de jachères, elles ont régressé toutes de la même façon, au moment de l'expansion de *Bromus sterilis*.

Arenaria serpyllifolia

Papaver Rhœas

Crepis virens

Saxifraga tridactylites

Erigeron canadensis

Senecio vulgaris

Holosteum umbellatum

Stellaria media

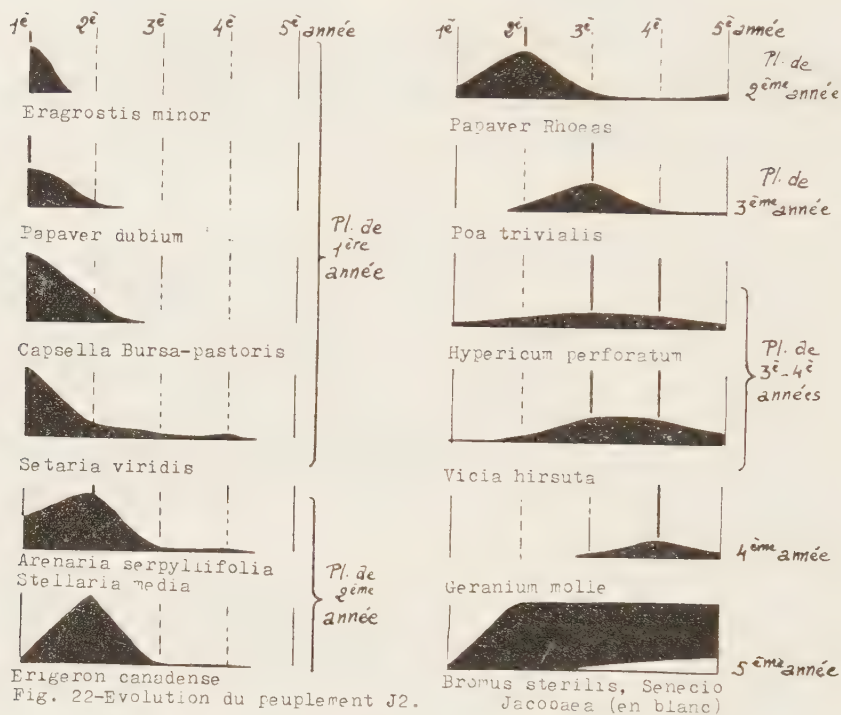
Papaver Argemone

Veronica arvensis

Troisième année : *Poa trivialis*.

Quatrième année : *Geranium molle*.

Troisième et quatrième années : *Hypericum perforatum* et *Vicia hirsuta*. Ces quatre espèces ont eu d'ailleurs une importance médiocre dans le peuplement.



Cinquième année : *Senecio Jacobaea* est la seule qui ait un peu progressé dans le tapis constamment dense de *Bromus sterilis*. Cette Graminée a imposé à J2 une physionomie immuable à partir de la troisième année : l'évolution manque donc de netteté et l'avenir du peuplement est incertain.

On peut résumer ainsi cette évolution (tableau 17 bis) :

TABL. 17 bis - Evolution de la parcelle J2 .

1954	Friche dense à	} avec	{	<i>Senecio Jacobaea</i>
1953				<i>Geranium molle</i>
1952	<i>Bromus sterilis</i>			<i>Poa trivialis</i>
1951	Jachère à <i>Erigeron canad.</i> , <i>Arenaria serpyllifolia</i> , <i>Stellaria media</i>			
1950	Stade initial à <i>Setaria viridis</i> , <i>Capsella bursa-p.</i> , <i>Eragrostis</i> , <i>Chenopodium</i> ...			

B. Variations quantitatives.

a) Coefficient de stabilité :

- 52,5 % entre 1950 et 51
- 62,5 % « 1951 et 52
- 66,6 % « 1952 et 53
- 57,1 % « 1953 et 54

Ces valeurs assez faibles indiquent des modifications de la population végétale, en rapport, comme nous le verrons, avec une forte élimination.

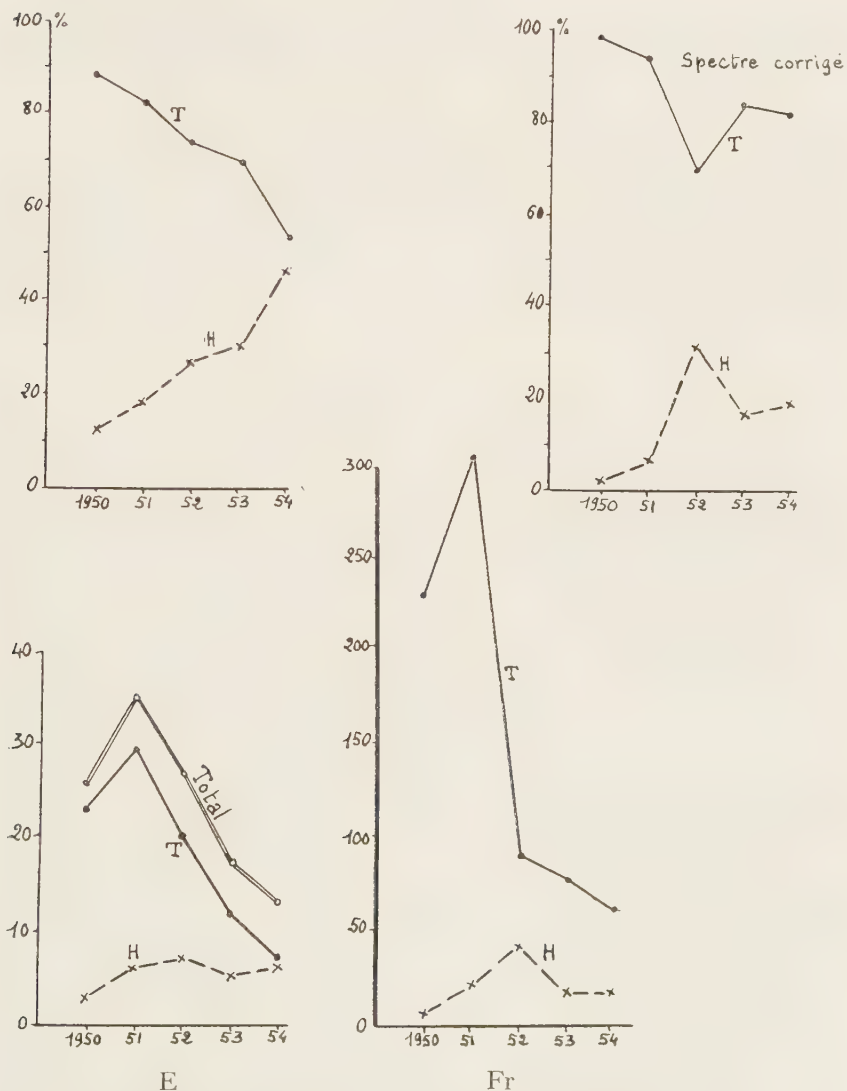


FIG. 23. — Evolution de la parcelle J2 : en haut, spectre biologique, en bas, variations du nombre d'espèces (E, à gauche) et de la somme des fréquences (Fr, à droite).

TABL. 18 - Nombre d'espèces :	1950	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	5	10	10	8
2°-nouvelles	26	14	5	0	1
3°-de 1954 présentes chaque année	5	4	3	0	1
-idem %	38,4	30,8	23,1	0	7,7
4°-idem % compte tenu des fréq.	65,3	18,7	14,7	0	2,3
(voir texte avant tabl. 8)					

TABL. 19 - Terrain J2 .	1950	1951	1952	1953	1954
P Acer Negundo		(6)	(5)	(1)	
" A. platanoides		(1)			
" A. pseudoplatanus		(2)	(1)		
T Agrostis interrupta		4	2		
H A. vulgaris		1	1		
T Anagallis phoenicea	2	3			
" Arenaria serpyllifolia	18	32	1	2	
" Bromus mollis		1	-	-	1
" Br. sterilis	1	40	42	42	42
" Br. tectorum		1	1	1	2
" Capsella Bursa-pastoris	41	12			
H Cerastium coespitosum		3	3	2	
T C. semidecandrum		3	-	1	
" Chenopodium album	14				
" Ch. striatum	11				
" Crepis setosa		1			
" Cr. taraxacifolia			3		
" Cr. virens		13	3		
" Digitaria sanguinalis	8	1			
" Eragrostis minor	26				
" Erigeron canadense	1	41	1	1	
H Euphorbia Cyparissias			1	1	1
T Geranium molle			1	7	3
" Holosteum umbellatum	2	17			
H2 Hypochaeris radicata		(1)			
H Hypericum perforatum	2	4	8	8	3
T Lamium amplexicaule	1	1	1		
H Medicago Lupulina	2	6	5	-	1
T Mercurialis annua	1	2	1		-
" Myosotis collina			2		
" Oxalis stricta	2	5	6	2	
" Papaver Argemone		11			
" P. dubium	21	2			
" P. Rhoeas	4	27	1	-	2
" Poa annua	4	5	2		
H P. compressa					
" P. trivialis		5	20	1	1
T Polygonum Fersicaria	1				
" Portulacca oleracea	1				
H Reseda lutea	1	1			
T Saxifraga tridactylites	5	16	1		
H Senecio Jacobaea			1	3	7
T S. vulgaris	1	9			
" Setaria viridis	42	5	1	2	
" Sonchus oleraceus		1	1		
" Stellaria media	22	34	2	1	
" Trifolium arvense	(1)				
" Tr. campestre		7	-	1	
P Ulmus campestris	(7)				
T Urtica urens	(1)				
" Veronica arvensis	1	14	1	1	1
" V. hederaceaefolia		1			
" Vicia nirsuta		1	15	16	10

b) *Spectre biologique* (fig. 23).

Le spectre brut indique une régression de plus en plus accusée des annuelles et la progression correspondante des herbacées vivaces. En fait, l'examen du spectre corrigé montre que cette évolution est irrégulière et relativement lente. Le nombre des vivaces a peu varié dès la deuxième année (fig. 23, E) et leur importance réelle dans le peuplement est passé par un maximum, d'ailleurs peu accusé, en 1952 (fig. 23, Fr). Les annuelles ont également régressé, mais très fortement (fig. 23, E et Fr), dès 1951, après une nette expansion.

L'évolution s'est donc faite essentiellement par élimination, à partir d'un apport floristique limité à peu près aux deux premières années (cf. aussi tabl. 18). Les arbres, en particulier, ont tous disparu très rapidement.

c) *Disparitions, espèces nouvelles* (tabl. 18).

On remarquera les différences entre les années antérieures et postérieures à 1952, date de l'expansion du *Bromus sterilis*. Pourtant, en 1954, une nouvelle espèce apparaît : *Poa compressa* ; mais cette espèce, qui résiste difficilement à la concurrence, aura certainement du mal à s'étendre.

Le tableau 19 (Population globale de J2) comporte 7 fugaces et 46 espèces à développement normal : 37 annuelles (80,4 %) et 9 hémicryptophytes (19,6 %).

B. — Parcelle « SNCF ».

La parcelle expérimentale « SNCF » a été établie en juin 1950 sur une bande de terrain privé d'arbres, à l'W de la ligne Paris-Dijon, le long de cette ligne et la dominant de 5 à 6 m. Ce terrain qui est sur l'enceinte de la SNCF, a subi des incendies, fréquents avant l'électrification, beaucoup plus rares depuis. Des arbres (Pins au N, haie de *Cupressus* sp., puis la forêt à l'W) forment un abri relatif et réduisent de 2 à 3 heures environ, le soir, l'insolation journalière.

Le sol est un terrain d'éboulis formé de sables fortement calcifiés, mêlés de gros blocs de calcaire de Beauce (calcaire dur, silicifié, faisant cependant effervescence rapide avec les acides). La flore dominante est calciphile ; on y trouve des participants nombreux aux associations du pré-bois de Chêne pubescent (Gaume, 1928), de la pelouse calcaire à *Festuca duriuscula* (Allorge, 1922) et des sables calcaires à *Veronica spicata* (Gaume, 1935) ; mais de nombreuses espèces de lande sèche, plus ou moins acidiphiles ou calcifuges, se mêlent aux précédentes, ou forment, plus souvent, des taches discontinues où dominent *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*.

Les relevés floristiques qui suivent ont été exécutés en 1950 ; la végétation n'a pas changé jusqu'en 1952. Un incendie en octobre 1952 (qui n'a pas affecté le terrain en repeuplement) a détruit les parties aériennes des chaméphytes buissonnants (*Calluna*, *Erica*, *Genista*), donnant à la végétation environnante un aspect uniforme, à dominance de Graminées (été 1953), où les végétaux ligneux ont repris leur croissance dès 1954.

La végétation est répartie en bandes parallèles à la voie ferrée. Les relevés ont été effectués sur une distance de 100 m environ, de part et d'autre du terrain décapé.

1. Talus de la voie ferrée :

Les espèces spéciales sont en général disséminées et souvent temporaires :

<i>Achillea Millefolium</i>		<i>Poa bulbosa</i>	1-1
<i>Asparagus officinalis</i>		<i>P. compressa</i>	
<i>Cerastium cæspitosum</i>		<i>Reseda lutea</i>	
<i>Convolvulus arvensis</i>		<i>Salvia pratensis</i>	1-1
<i>Hypericum perforatum</i>	1-1	<i>Sedum acre</i>	1-2
<i>Isatis tinctoria</i>		<i>Senecio Jacobæa</i>	
<i>Leontodon hispidus</i>	1-1	<i>Verbascum Thapsus</i>	
<i>Oenothera biennis</i>			

Parmi les espèces moins localisées, nombreuses, indiquons l'abondance de *Bromus erectus* (3-3), *Euphorbia Cyparissias*, *Kæleria gracilis*, *Pulsatilla vulgaris*, *Thymus Serpyllum*...

2. Pelouse herbeuse plate, dominant la voie ferrée et entourant les terrains « SNCF » : elle renferme de très nombreuses espèces, inégalement réparties et que l'on peut séparer, d'une façon un peu arbitraire, en deux groupements très intriqués :

a) espèces des taches décalcifiées à Éricacées :

<i>Calluna vulgaris</i>	3.4	<i>Centaureum umbellatum</i>	3.4
<i>Cuscuta Epithymum</i>	+ .2	<i>Pedicularis silvatica</i>	+ .2
<i>Danthonia decumbens</i>	1.1	<i>Pteridium aquilinum</i>	3.4
<i>Erica cinerea</i>	3.4	<i>Sarothamnus scoparius</i>	1.3

b) espèces des pelouses à sol calcaire :

<i>Ajuga genevensis</i>	+ .1	<i>Hippocrepis comosa</i>	1.2
<i>Anthericum ramosum</i>	+ .2	<i>Loroglossum hircinum</i>	+ .1
<i>Arabis sagittata</i>		<i>Platanthera chlorantha</i>	+ .1
<i>Asperula Cynanchica</i>	+ .1	<i>Polygonatum odoratum</i>	+ .2
<i>Bromus erectus</i>	2.3	<i>Quercus lanuginosa</i>	
<i>Campanula rotundifolia</i>	+ .1	<i>Rosa pimpinellifolia</i>	+ .2
<i>Carex humilis</i>		<i>Sanguisorba minor</i>	+ .1
<i>Dianthus Carthusianorum</i>	+ .1	<i>Stachys rectus</i>	
<i>Helianthemum nummularium</i>	+ .3	<i>Thesium humifusum</i>	+ .1

c) espèces existant sur toute la pelouse (col. 1, taches décalcifiées, col. 2, parties calcaires) :

	(1)	(2)		(1)	(2)
<i>Agrostis alba</i>	2.2	1.2	<i>Lotus corniculatus</i>	+ .1	+ .1
<i>Betula verrucosa</i>	+ .2	+ .1	<i>Luzula vulgaris</i>	+ .1	+ .1
<i>Brachypodium pinnatum</i>	3.4	2.2	<i>Molinia caerulea</i>	2.3	+ .3
<i>Carex caryophyllæa</i>	+ .1	+ .1	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	+ .1	1.2
<i>C. ericetorum</i>	+ .1	1.1	<i>Pinus silvestris</i>	+ .1	+ .1
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	+ .1	1.2	<i>Polygala vulgaris</i>	+ .1	+ .1
<i>Festuca capillata</i>	+ .1	+ .1	<i>Populus alba</i>	1.1	1.1
<i>F. duriuscula</i>	+ .1	2.2	<i>Potentilla Tormentilla</i>	1.2	1.1
<i>F. ovina</i>	+ .1	1.1	<i>P. verna</i>	1.2	2.2
<i>Genista pilosa</i>	3.4	1.3	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	+ .1	1.2
<i>Geranium sanguineum</i>	+ .1	2.3	<i>Scabiosa columbaria</i>	+ .1	+ .1
<i>Hieracium Pilosella</i>	+ .2	+ .3	<i>Thymus Serpyllum</i>	+ .1	+ .2
<i>Hypochaeris maculata</i>	+ .1	1.1	<i>Veronica spicata</i>	+ .2	1.2
<i>Kæleria gracilis</i>	+ .1	+ .1			

Au N, la pelouse est un peu plus ombragée. On observe, avec plusieurs des espèces précédentes, des taches discontinues de *Brachypodium silva-*

ticum, *Hypericum calycinum* (introduite), *Tencrium Chamædrys*, *Vincetoxicum officinale* et *Viola silvestris*, ces dernières plus dispersées et mêlées de silvatiques citées plus loin.

Au même endroit, un tas de pierres calcaires est couvert de *Sedum rupestre* et porte des plants épars de *Fragaria vesca*, *Geranium Robertianum* et *Mycelis muralis*.

3. Entre la pelouse herbeuse et la haie de Conifères qui limite la forêt, un sentier est décapé sur une largeur de 50-75 cm. Il est peuplé de xérophytes psammophiles du *Corynephorum*, mêlés à quelques éléments plus nettement calciphiles. Sa végétation est très disséminée et inégalement répartie :

<i>Arabidopsis Thaliana</i>	pc	<i>Medicago Lupulina</i>	rr
<i>Aira caryophylllea</i>	cc	<i>M. minima</i>	r
<i>A. præcox</i>	pc	<i>Minuartia tenuifolia</i>	pc
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	cc	<i>Myosotis collina</i>	pc
<i>Centaureum umbellatum</i>	pc	<i>Ornithopus perpusillus</i>	c
<i>Cerastium semidecandrum</i>	c	<i>Poa bulbosa</i>	r
<i>Crassula muscosa</i>	r	<i>Potentilla argentea</i>	pc
<i>Crepis virens</i>	pc	<i>P. verna</i>	pc
<i>Eragrostis minor</i>	pc	<i>Rumex Acetosella</i>	c
<i>Erigeron canadensis</i>	pc	<i>Saxifraga tridactylites</i>	pc
<i>Erodium Cicutarium</i>	r	<i>Scabiosa canescens</i>	rr
<i>Erophila verna</i>	c	<i>Teesdalea nudicaulis</i>	r
<i>Filago minima</i>	pc	<i>Trifolium arvense</i>	pc
<i>Hypochaeris radicata</i>	pc	<i>Veronica arvensis</i>	r

4. Entre la haie, au sol nu, et le chemin parallèle à la voie ferrée, s'étend une mince bande forestière à végétation mêlée, renfermant, outre beaucoup d'espèces de la pelouse :

<i>Acer campestre</i>	pc	<i>Poa trivialis</i>	pc
<i>A. Pseudoplatanus</i>	pc	<i>Potentilla Fragariastrum</i>	pc
<i>Bromus sterilis</i>	r	<i>Pulmonaria tuberosa</i>	pc
<i>Carpinus Betulus</i>	c	<i>Quercus lanuginosa</i>	pc
<i>Epilobium montanum</i>	r	<i>Qu. sessiliflora</i>	c
<i>Fagus sylvatica</i>	pc	<i>Solidago Virga-aurea</i>	c
<i>Festuca rubra</i>	r	<i>Sorbus latifolia</i>	r
<i>Galium Mollugo</i>	pc	<i>Teucrium Scorodonia</i>	c
<i>Holcus lanatus</i>	c	<i>Tilia cordata</i>	pc
<i>Peucedanum gallicum</i>	rr	<i>Trifolium rubens</i>	rr
<i>Poa nemoralis</i>	pc		

ainsi que d'assez nombreuses espèces, sciaphiles absolues, non susceptibles de coloniser les surfaces dénudées.

5. Sur le chemin forestier lui-même, quelques espèces paraissent dans les dépressions où les eaux de pluie se concentrent :

<i>Brunella vulgaris</i>	<i>Plantago major</i>
<i>Filago canescens</i>	<i>Ranunculus repens</i>
<i>Mæhringia trinervia</i>	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>
<i>Poa annua</i>	

Au-delà de cette allée s'étend une chênaie sessiliflore, d'ailleurs mêlée de plantes plus ou moins neutrocalciphiles, dont aucune espèce n'est intervenue dans le peuplement des surfaces étudiées.

Le décapage a été effectué le plus complètement possible, mais les parties souterraines de tous les végétaux n'ont pu être extirpées. Je me

suis assuré que les plantes repoussées *avaient aussi germé*. Sur la moitié N de la surface dénudée, plus riche d'ailleurs en graviers et cailloux calcaires, il a été répandu une couche uniforme (10 cm environ) de calcaire de Brie, identique à celui des terrains C et LC. Sa composition a été donnée par ailleurs (p. 13). Les deux parcelles ainsi définies (cf. aussi la phot. 11) sont appelées SNCF-C (calcaire) et SNCF-D (décalcifiée).

La répartition des pH à la surface de SNCF-D est donnée, p. 15 ; les teneurs en CO_3Ca sont négligeables dans le sol superficiel.

1. — TERRAIN SNCF-C.

En octobre 1950, aucune espèce végétale n'est visible, pas même sous forme de germinations.

ANNÉE 1951.

La végétation est très ouverte et sur de larges espaces, le sol est nu. Cependant de nombreuses espèces sont déjà en place (phot. 10 et 11) :



PHOT. 10. — Parcelle SNCF-C fin septembre 1951 (détail). De gauche à droite : hampe d'*Erigeron canadensis*, tige grêle d'un très jeune *Geranium sanguineum*, une des nombreuses germinations de *Carpinus Betulus*, rosettes d'*Hieracium Pilosella* (malgré leur disposition groupée, chaque rosette vient en général d'une germination : les semences sont tombées par « paquets » et la multiplication végétative est encore faible).

		Fr./40	
H	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	40	1.2
»	<i>Geranium sanguineum</i>	32	1.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	24	1.1
»	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	23	1.2
»	<i>Agrostis alba</i>	(22)	1.1
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(22)	
»	<i>Acer Pseudoplatanus</i>	(14)	
H	<i>Lotus corniculatus</i>	12	
T	<i>Chænorrhinum minus</i>	11	
P	<i>Rosa pimpinellifolia</i>	(8)	
H	<i>Hieracium Pilosella</i>	(7)	
»	<i>Reseda lutea</i>	(6)	
»	<i>Hypochaeris maculata</i>	5	
P	<i>Quercus lanuginosa</i>	(5)	

plus 32 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (9 monocarpiques, 2 G, 16 H, 2 Ch, 3 P).



PHOT. 11. — Parcelle SNCF-C (1^{er} plan) début septembre 1951. Végétation par taches encore très dispersées alors que la parcelle D (au fond) est peuplée de façon plus continue.



PHOT. 12. — Parcelle SNCF-C en juillet 1952 (1^{er} plan, même point que la photo 11). Touffes vigoureuses de *Brachypodium silvaticum*, mais le peuplement reste plus ouvert que sur D (au fond à gauche).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	G	P
SB	25	57	2	2	14 %
SC	20	59	1	1,5	18,5 %

soit une proportion très importante d'herbacées vivaces. Ceci peut s'expliquer en partie par le fait que de nombreux hémicryptophytes possèdent

des rhizomes ou des appareils radiculaires drageonnants très profonds (plus de 1 m pour *Lotus corniculatus*), impossible à extirper complètement et qui, dès la première année, ont donné des rejets. Mais j'ai pu vérifier que tous, à l'exception peut-être de l'*Anthericum ramosum*, avaient germé, parfois abondamment. Les vestiges de la végétation préexistante n'ont donc eu qu'une influence nulle sur le spectre brut, et faible sur le spectre corrigé.

La plupart des espèces de ce premier peuplement viennent des environs immédiats, où elles fructifient abondamment ; ce sont essentiellement des xérophiles des pelouses et prés-bois très clairs et quelques plantes de friches anciennes venues des talus ferroviaires. Les espèces de friches récentes ou de cultures sont rares et venues en général de plus loin. Ce sont :

<i>Cirsium lanceolatum</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Chænorrhinum minus</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Crepis setosa</i>	

Les deux premières au moins existaient dans la carrière où fut prélevé le calcaire et ont très bien pu être transportées passivement avec celui-ci.

La proportion élevée des semis d'arbres (phot 10) est un caractère constant des terrains de même nature (cf. C et LC).

ANNÉE 1952.

Le peuplement conserve les mêmes caractères ; le recouvrement du terrain est un peu plus important, en particulier par suite de la vigueur accrue des espèces de 1951, mais de larges surfaces restent nues (phot 12).

		Fr./40	
H	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	40	1.2
P	<i>Carpinus Betulus</i>	38	+ .1
H	<i>Geranium sanguineum</i>	32	1.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	31	1.1
»	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	22	1.1
»	<i>Lotus corniculatus</i>	15	+ .1
P	<i>Acer Pseudoplatanus</i>	(11)	
H	<i>Agrostis alba</i>	10	+ .1
»	<i>Fragaria vesca</i>	10	
»	<i>Hieracium Pilosella</i>	10	+ .2
»	<i>Brachypodium silvaticum</i>	9	
P	<i>Rosa pimpinellifolia</i>	8	
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	(6)	
»	<i>Hypochaeris maculata</i>	6	
»	<i>Reseda lutea</i>	6	
»	<i>Sanguisorba minor</i>	6	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	5	
P	<i>Pinus silvestris</i>	(5)	
H	<i>Poa compressa</i>	5	

plus 38 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (6 monocarpiques, 23 H, 4 Ch, 2 G, 3 P). Notons la présence inattendue de plantes réputées calcifuges, ici à développement complet : *Festuca capillata* (fr. 3) et *Aira caryophylla* (fr. 2).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	G	P
SB	13	66,5	7,5	2	11 %
SC	3,5	74	2	0,5	20 %

Les herbacées vivaces sont toujours prépondérantes, ainsi que les jeunes arbres. Si le nombre des annuelles est encore assez important (spectre brut) la fréquence de chacune est faible, d'où leur proportion très réduite dans le spectre corrigé.

Évolution du peuplement.

Du point de vue qualitatif, la population végétale a peu varié : les xéro-héliophiles de pelouses et prés-bois dominant, avec quelques plantes de friches anciennes. Les annuelles des friches récentes sont l'exception.

a) espèces disparues :

Chænorrhînum minus
Cirsium lanceolatum

Crepis setosa
Setaria viridis

Ce sont des plantes de friches récentes dont trois étaient représentées par un seul individu. La première, seule assez abondante, ne semble pas avoir donné de semences fertiles ; son élimination n'est pas due à la concurrence (cf. aussi LC).

b) en régression :

Agrostis alba
Convolvulus arvensis
Crepis virens
Erigeron canadensis

Medicago Lupulina
Poa annua
P. nemoralis

Plus de la moitié sont des vivaces. Notons que pour beaucoup il s'agit d'une régression temporaire.

c) en progression :

Arenaria serpyllifolia
Brachypodium silvaticum
Carpinus Betulus
Cerastium cespitosum
Euphorbia Cyparissias

Hieracium Pilosella
Hypericum perforatum
Poa compressa
Taraxacum Dens-leonis
Viola silvestris

Ce sont des vivaces, à l'exception de la première qui se multiplie toujours très facilement sur les sols dénudés ; la plupart sont des préférantes des friches anciennes.

d) nouvelles :

	<i>Origine probable</i>
<i>Ajuga genevensis</i>	Pelouse
<i>Brachypodium pinnatum</i>	»
<i>Brunella vulgaris</i>	Chemin
<i>Festuca capillata</i>	Pelouse
<i>F. duriuscula</i>	»
<i>Fragaria vesca</i>	Forêt
<i>Geranium Robertianum</i>	»
<i>Hippocrepis comosa</i>	Pelouse

	<i>Origine probable</i>
<i>Holcus lanatus</i>	Forêt
<i>Leontodon hispidus</i>	Pelouse
<i>Potentilla Fragariastrum</i>	Forêt
<i>Solanum Dulcamara</i>	?
<i>Solidago Virga-aurea</i>	SNCF-D
<i>Thymus Serpyllum</i>	Pelouse
<i>Verbascum Thapsus</i>	Talus

Ces espèces viennent de porte-semences immédiatement voisins, sauf la Douce-Amère dont la station la plus proche est à plusieurs centaines de m (endozoochorie). Ce sont encore essentiellement des espèces de friches anciennes.

ANNÉE 1953.

Bien que la strate herbacée soit restée discontinue, les espaces absolument vides occupent une faible surface et certaines plantes sont très vigoureuses : *Agrostis alba*, les *Brachypodes*, *Euphorbia Cyparissias*, *Thymus Serpyllum* en particulier. Mais aucune ne forme encore de colonie dense, à l'exception de l'*Hieracium Pilosella*, dont les taches, encore de faible surface, commencent à prendre l'aspect décrit par Guyot, 1951. Quelques trous profonds, dus aux Lapins, n'ont pas eu d'effet sensible sur le peuplement ; c'est cependant à leur voisinage que *Setaria viridis* est surtout réapparue.

		Fr./40	
H	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	40	1.2
»	<i>Geranium sanguineum</i>	33	1.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	31	1.1
»	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	18	1.1
P	<i>Carpinus Betulus</i>	16	+ .1
H	<i>Hieracium Pilosella</i>	15	1.3
»	<i>Lotus corniculatus</i>	15	
»	<i>Agrostis alba</i>	14	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	10	
P	<i>Pinus silvestris</i>	(10)	
T	<i>Setaria viridis</i>	10	
P	<i>Acer Pseudoplatanus</i>	(9)	
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	9	
»	<i>Poa compressa</i>	9	
»	<i>Brachypodium silvaticum</i>	8	
P	<i>Rosa pimpinellifolia</i>	7	
H	<i>Sanguisorba minor</i>	7	
T	<i>Aira caryophylla !</i>	6	
H	<i>Festuca capillata !</i>	6	
»	<i>Holcus lanatus</i>	6	
»	<i>Hypericum perforatum</i>	6	
Ch	<i>Thymus Serpyllum</i>	5	

plus 39 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (5 monocarpiques, 27 H, 2 G, 3 Ch, 2 P).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	G	P
SB	13	68	7	2	10 %
SC	11	73,5	3	0,5	12 %

La fréquence des thérophytes augmente nettement, comme d'ailleurs dans la plupart des terrains en 1953. En revanche, les végétaux ligneux régressent (en nombre d'individus : SC). La végétation garde le caractère d'un complexe où sont associées les espèces de pelouses, de prés-bois et de friches anciennes.

Évolution du peuplement.

a) espèces disparues :

<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Fragaria vesca</i>	<i>Mycelis muralis</i>
<i>Geranium Robertianum</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>

Les deux premières n'ont pas fleuri (espèces fugaces) ; leur disparition semble le fait des Lapins. Les autres étaient représentées par un seul pied (2 pour *Geranium Robertianum*).

b) en régression :

Ajuga genevensis
Campanula rotundifolia
Carpinus Betulus
Hypochæris maculata

Leontodon hispidus
Quercus lanuginosa
Veronica spicata

toutes vivaces.

c) en progression :

Acer campestre
Aira caryophyllea (!)
Arenaria serpyllifolia
Brachypodium pinnatum
Convolvulus arvensis
Crepis virens
Erigeron canadensis
Festuca capillata
Helianthemum nummularium

Hieracium Pilosella
Hypericum perforatum
Medicago Lupulina
Pinus silvestris
Poa compressa
P. nemoralis
Potentilla verna
Senecio Jacobæa
Thymus Serpyllum

La plupart sont des espèces banales de friches anciennes, à grande amplitude écologique.

d) nouvelles :

+ *Bromus erectus*
 + *Carex caryophyllea*
 + *Danthonia decumbens*
 + *Erophila verna*
 + *Hypochæris radicata*

+ *Kæleria gracilis*
Molinia cærulea
Poa bulbosa
 + *Scabiosa columbaria*

Toutes sont abondantes dans la pelouse voisine, mais beaucoup (+) ont pu venir de la parcelle contiguë SNCF-D. *Setaria viridis* est réapparue.

ANNÉE 1954.

Le peuplement est encore très ouvert. Les espèces les plus abondantes sont en général de taille inférieure à la normale, sauf *Hieracium Pilosella*, en colonies denses et assez larges, éliminant les autres plantes (Guyot, 1951). Les Graminées vivaces sont par endroits vigoureuses, en particulier *Brachypodium silvaticum* dont les touffes paraissent avoir protégé les jeunes Pins ; ceux-ci atteignaient 20 cm près du Brachypode et seulement 6-7 cm sur le sol nu.

		Fr./40	
H	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	39	1.2
»	<i>Geranium sanguineum</i>	37	1.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	36	1.2
»	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	25	1.2
»	<i>Festuca duriuscula</i>	18	1.1
»	<i>Hieracium Pilosella</i>	17	1.3
»	<i>Festuca capillata</i> !	16	1.1
P	<i>Pinus silvestris</i>	(15)	+ .1
H	<i>Poa compressa</i>	14	1.3
»	<i>Agrostis alba</i>	12	+ .1
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(12)	+ .1
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	11	1.2
»	<i>Sanguisorba minor</i>	10	
»	<i>Kæleria gracilis</i>	9	
»	<i>Lotus corniculatus</i>	8	
P	<i>Rosa pimpinellifolia</i>	8	+ .2
»	<i>Acer Pseudoplatanus</i>	(7)	

H	<i>Brachypodium silvaticum</i>	7	+.2
»	<i>Bromus erectus</i>	5	
Ch	<i>Helianthemum nummularium</i>	5	
H	<i>Hypericum perforatum</i>	5	
»	<i>Hypochaeris maculata</i>	5	
»	<i>Poa bulbosa</i>	5	
»	<i>P. nemoralis</i>	5	
Ch	<i>Thymus Serpyllum</i>	5	

plus 32 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (7 T, 16 H, 1 G, 5 Ch, 3 P).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	G	P	
SB	14	63	9	2	12	%
SC	4	79,5	4	»	12,5	%

Le nombre d'espèces annuelles a augmenté, à l'inverse des vivaces ; cependant, le spectre corrigé montre que les annuelles n'ont plus qu'une influence très faible dans le peuplement, où les hémicryptophytes prédominent largement.

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Asparagus officinalis</i>	<i>Plantago major</i>
<i>Carex caryophyllea</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>
<i>Cerastium caespitosum</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Danthonia decumbens</i>	<i>Verbascum Thapsus</i>
<i>Leontodon hispidus</i>	

La plupart étaient représentées par un très petit nombre d'individus ; beaucoup sont des plantes de friches. La disparition de *Carex caryophyllea* et de *Leontodon hispidus*, qu'on observe souvent sur les sols calcaires squelettiques, s'explique difficilement.

b) en régression :

<i>Aira caryophyllea</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+ <i>Potentilla verna</i>
<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Reseda lutea</i>
<i>Holcus lanatus</i>	<i>Senecio Jacobaea</i>

Sauf une (+) ce sont des annuelles ou des plantes de friches. Notons que la première, qui se maintient sur SNCF-C depuis 4 ans, est considérée comme calcifuge (Ducet, Guérillot, Guyot, 1944 ; Schmitz, 1946).

c) en progression :

<i>Bromus erectus</i>	<i>Molinia caerulea</i>
<i>Brunella vulgaris</i>	<i>Poa bulbosa</i>
+ <i>Campanula rotundifolia</i>	<i>P. compressa</i>
<i>Festuca capillata</i>	+ <i>Pulsatilla vulgaris</i>
<i>F. duriuscula</i>	<i>Pinus silvestris</i>
+ <i>Hypochaeris maculata</i>	+ <i>Quercus lanuginosa</i>
<i>Koeleria gracilis</i>	+ <i>Veronica spicata</i>

Pour certaines, il s'agit d'une reprise de l'expansion après une régression marquée en 1953 (+). La plupart de ces plantes sont assez étroitement inféodées aux pelouses sèches bien éclairées, mais aucune n'est une calcicole absolue.

d) nouvelles :

Cerastium semidecandrum
Genista pilosa
Minuartia tenuifolia

Polygala vulgaris
Tilia cordata

Toutes ont une origine très proche (10 m au maximum) ; les deux premières au moins ont pu venir de SNCF-D.

Caractères du peuplement SNCF-C.

Le peuplement, âgé de 4 ans, est très riche en espèces réputées calcicoles : aux six premières du relevé 1954, très visibles et vigoureuses, on peut ajouter *Rosa pimpinellifolia*, *Ajuga genevensis*, *Anthericum ramosum*... Cependant la plupart de ces espèces de pelouses et prés-bois xérophiles calcicoles ne sont nullement localisées à SNCF-C ; certaines y sont seulement plus abondantes (*Geranium sanguineum*, *Euphorbia Cyparissias*...) et aucune ne s'est multipliée au point de donner un peuplement fermé.

Les semis d'arbres sont nombreux, comme toujours sur ce substrat.

Espèces spéciales :

Elles sont à la fois peu nombreuses, peu caractéristiques et représentées pour la plupart par un ou deux individus de vigueur médiocre, parfois même fugaces (+) :

Acer campestre
Anthericum ramosum
Brunella vulgaris
 + *Fagus sylvatica*
 + *Mycelis muralis*

Potentilla Fragariastrum
Solanum Dulcamara
Stachys rectus
Tilia cordata

Les deux premières ont été constatées (fugaces) sur SNCF-D ; deux autres (+) sont des silvatiques très sciaphiles dont l'élimination est normale. Rien n'empêchait les dernières d'occuper un des autres terrains ; il est probable que leurs semences n'y sont pas arrivées.

Les espèces suivantes, vivant sur d'autres terrains et dont la présence a été constatée sur SNCF-C, ne s'y sont pas maintenues. Elles sont disparues avant floraison ou bien n'ont pas donné de semences fertiles :

— *Asparagus officinalis*
Carex caryophylla
 — *Chænorrhinum minus*
Cirsium lanceolatum
Crepis setosa
 — *Danthonia decumbens*
Fragaria vesca

Geranium Robertianum
Leontodon hispidus
Poa annua
Scabiosa columbaria
Sonchus oleraceus
Verbascum Thapsus

Les causes de la disparition de ces espèces sont variables, mais en aucun cas il ne s'agit de concurrence : de larges espaces sont encore nus. *Geranium Robertianum* est sciaphile ; trois plantes (—) vivent mal sur sol caillouteux, la seconde demandant au moins une pellicule de terre végétale (1) (cf. MB 1949, p. 109). Les autres vivent parfaitement sur le calcaire rocailleux, soit dans des friches (*Poa annua*, cf. terrain C, *Cirsium* et *Verbascum*, cf. Allorge, 1921-22, p. 187, MB 1949, p. 109). soit sur des pelouses calcaires (*Leontodon hispidus*, cf. Allorge, 1921-22, p. 167, etc...) ; leur disparition est purement accidentelle. Remarquons

1. Bien que calcicole indiscutable (SCHMITZ, 1946).

que, si elles avaient été représentées par un beaucoup plus grand nombre d'individus, une cause fortuite n'aurait pu entraîner leur disparition totale. Ceci a l'apparence d'un truisme, mais je reviendrai sur cette idée, qui me semble importante pour expliquer l'inégale puissance de propagation des espèces (cf. en particulier, p. 269).

La comparaison des parcelles SNCF-C et D, faite plus loin (chap. V-C, p. 229) sera l'occasion de beaucoup d'autres remarques. Nous constatons, dès maintenant, que si SNCF-C est peuplé surtout de calcicoles préférantes (1) qui sont ici en général plus abondantes, aucune de celles-ci n'a la valeur d'une caractéristique exclusive ou élective, au sens habituel du terme (Allorge, 1921-22, p. 38), vis-à-vis de la parcelle considérée. De même, l'élimination constatée pour certaines espèces n'apporte aucune certitude sur leur écologie.

Origine des espèces.

Six espèces (8 % du total) n'étaient pas visibles sous forme de portements dans les environs immédiats et leurs graines ont dû parcourir au moins 100 m avant de germer sur SNCF-C. Toutes ont eu un rôle négligeable dans le peuplement et une seule (*Solanum Dulcamara*, un individu) subsistait encore en 1954. Les autres (92 % du total, 100 % des espèces représentées de 1952 à 54 par plus d'un individu) avaient franchi moins de 20 m et se trouvaient dans la pelouse ou la marge forestière voisine.

Évolution du peuplement.

A. Variations qualitatives (fig. 25).

1° Plantes de première année :

Ce sont, soit des annuelles de friches à régression brutale :

Chaenorrhinum minus
Cirsium lanceolatum

Crepis setosa
Poa annua

soit des vivaces, dont la fréquence a diminué plus lentement :

Acer Pseudoplatanus

Agrostis alba

la dernière seule conservant une certaine importance dans le peuplement final.

2° Plantes de deuxième année :

Deux espèces de friches calcaires anciennes, *Ajuga genevensis* et *Leontodon hispidus*, d'ailleurs de faible fréquence, ont ensuite régressé pour une cause mal déterminée. Les germinations de *Carpinus Betulus* sont à ce moment particulièrement nombreuses.

3° Plantes de troisième année :

Aira caryophylla
Arenaria serpyllifolia
Carex caryophylla
Danthonia decumbens

Holcus lanatus
Potentilla verna
Senecio Jacobæa
Setaria viridis

Aucune de ces espèces n'a joué un rôle important dans le peuplement.

1. Nous y avons constaté la présence, en parfait état, de deux plantes considérées ordinairement comme calcifuges : *Aira caryophylla* et *Festuca capillata*.

4^o Plantes de quatrième année :

<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Hieracium Pilosella</i>
<i>Bromus erectus</i>	+ <i>Kæleria gracilis</i>
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	+ <i>Pinus silvestris</i>
+ <i>Festuca capillata</i>	<i>Poa compressa</i>
<i>F. duriuscula</i>	<i>Sanguisorba minor</i>
<i>Geranium sanguineum</i>	

Toutes sont des xérophiles dont trois seulement (+) ne font pas partie de la végétation habituelle des pelouses calcicoles.

Les espèces transitoires citées ci-dessus n'ont que très peu agi sur la composition floristique et la physionomie du peuplement, qui est resté presque inchangé comme le montre le coefficient de stabilité :

71 %	entre 1951 et 52
80 %	« 1952 et 53
80 %	« 1953 et 54

Il est donc impossible de distinguer des stades nets, comparables à ceux qui sont observés sur les terrains du laboratoire.

B. Variations quantitatives.

Spectre biologique (fig. 24) :

SB montre que l'ordre d'importance des divers types biologiques reste inchangé : les hémicryptophytes sont nettement les plus nombreux, suivis de loin par les annuelles, les « arbres », les chaméphytes et les géophytes. Les variations de SB sont relativement importantes entre 1951 et 1952 ; ensuite, elles sont assez faibles, ce qui est en rapport avec la stabilité déjà constatée.

SC souligne la progression de chaque espèce d'hémicryptophytes, et celle des chaméphytes, faible mais continue. Il montre le recul irrégulier, mais important, des annuelles, la régression des arbres, qui restent cependant les seconds dans le peuplement, le rôle négligeable des géophytes.

En somme, le peuplement a acquis une certaine stabilité par suite de la faible variation relative du nombre d'espèces de chaque type biologique (fig. 24 SB et E). Mais chaque espèce conserve son dynamisme propre, la fréquence, c'est-à-dire l'importance dans le peuplement, a été très variable pour beaucoup de plantes.

La comparaison entre les figures 24, E et Fr conduit aux mêmes conclusions. Le nombre d'espèces, après un accroissement rapide, subit un recul dû uniquement à la régression des hémicryptophytes : la sélection est encore faible. La figure 24, Fr montre que, dans l'ensemble, les hémicryptophytes se sont étendus de façon très importante (même quand le nombre de leurs espèces diminue), le dynamisme des autres plantes restant faible.

Disparitions, espèces nouvelles :

Le tableau 20 montre que les disparitions sont de plus en plus nombreuses, tandis que le nombre d'espèces nouvelles ne cesse de diminuer. En valeur absolue, ces valeurs sont voisines de celles qui caractérisent les terrains du laboratoire, par exemple ; elles sont relativement plus faibles si l'on considère le nombre élevé d'espèces du peuplement.

On remarquera l'importance considérable du peuplement initial dans la composition floristique de la végétation 1954.

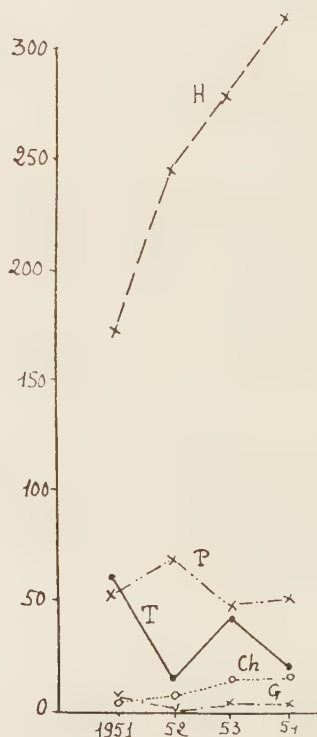
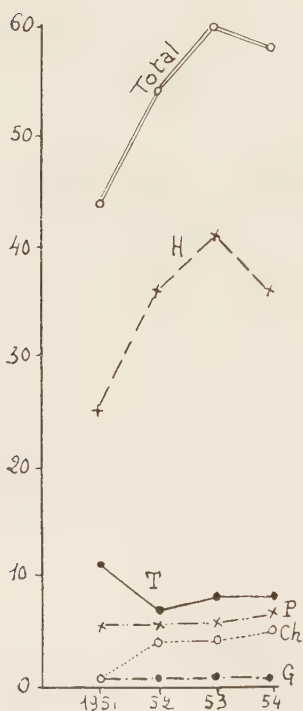
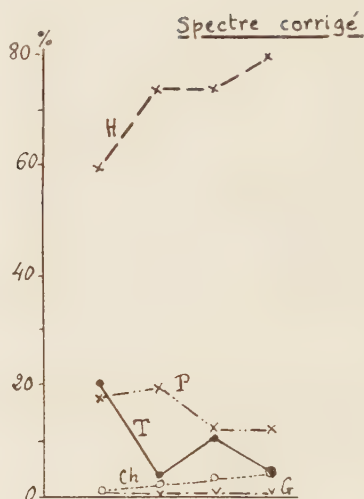
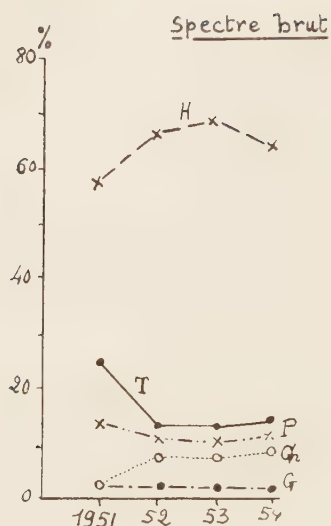


FIG. 24. — Évolution de la parcelle SNCF-C : en haut, spectre biologique, en bas, variations du nombre d'espèces (à gauche, E) et de la somme des fréquences (à droite, Fr).

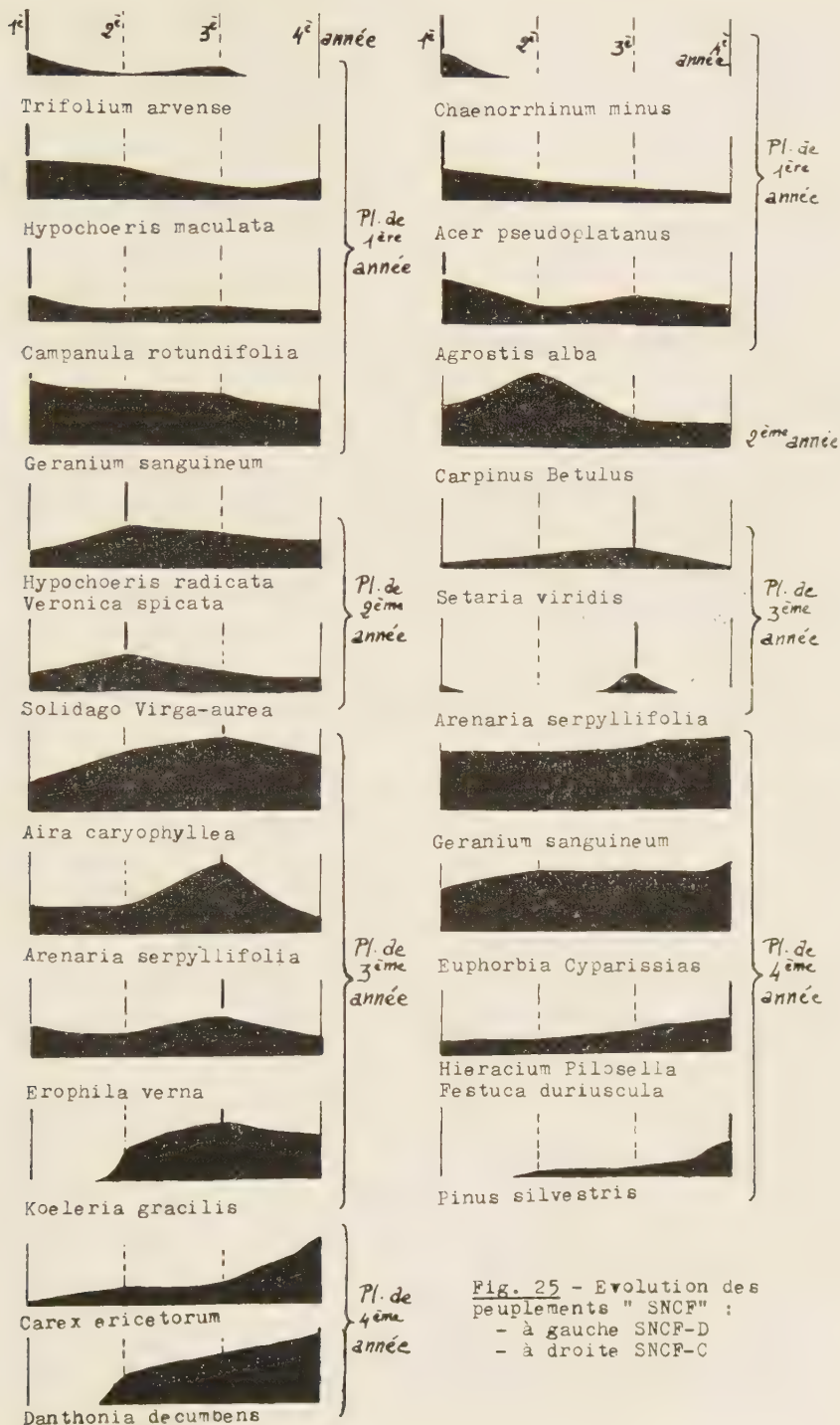


Fig. 25 - Evolution des peuplements " SNCF" :

- à gauche SNCF-D
- à droite SNCF-C

Le tableau 21 (végétation totale de SNCF-C) comporte 3 fugaces et 72 espèces à développement normal : 15 annuelles (20,8 %), 44 hémicryptophytes (61,1 %), 1 géophyte (1,4 %), 5 chaméphytes (6,9 %), 7 phanérophytes (9,8 %).

TABL. 20 - Nombre d'espèces :	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	3	4	8
2°-nouvelles	44	14	9	3
3°-de 1954 présentes chaque année	35	11	6	5
-idem %	61,4	19,3	10,5	8,8
4°-idem % compte tenu des fréq. (voir texte avant tabl. 8)	76,3	15,8	6,6	1,5

2. — TERRAIN SNCF-D.

En octobre 1950, le terrain est à peu près nu ; quelques rosettes très disséminées sont accompagnées de germinations, aux cotylédons encore visibles :

Campanula rotundifolia
Centaurium umbellatum
Hieracium Pilosella

Hypochaeris maculata
Potentilla verna

ANNÉE 1951.

La végétation, très ouverte est néanmoins beaucoup plus dense que sur SNCF-C au même stade (cf. phot. 11, 13 et suiv.).

	Fr./40	
H <i>Peucedanum Oreoselinum</i>	39	1.2
Ch <i>Calluna vulgaris</i>	(37)	2.2
» <i>Erica cinerea</i>	(37)	2.2
T <i>Erigeron canadense</i>	35	1.1
H <i>Carex caryophyllea</i>	(32)	2.2
» <i>Geranium sanguineum</i>	32	1.2
» <i>Potentilla verna</i>	32	2.2
» <i>Festuca capillata</i>	(28)	1.1
» <i>Agrostis alba</i>	(26)	+ 1
» <i>Euphorbia Cyparissias</i>	23	1.1
» <i>Hieracium Pilosella</i>	(21)	1.2
» <i>Hypochaeris maculata</i>	18	1.1
T <i>Aira caryophyllea</i>	16	
» <i>Erophila verna</i>	16	
H <i>Lotus corniculatus</i>	16	
» <i>Rumex Acetosella</i>	16	1.2
T <i>Arenaria serpyllifolia</i>	15	
P <i>Sarothamnus scoparius</i>	(15)	
H <i>Campanula rotundifolia</i>	(13)	
T <i>Trifolium arvense</i>	10	
H <i>Scabiosa columbaria</i>	(9)	
» <i>Viola silvestris</i>	9	
» <i>Pulsatilla vulgaris</i>	8	
» <i>Solidago Virga-aurea</i>	8	
» <i>Hypericum perforatum</i>	(7)	
» <i>Senecio Jacobæa</i>	(7)	
» <i>Brachypodium pinnatum</i>	(6)	

TABL. 21 - Terrain SNCF-C

TABEL. 21 - Terrain SNCF-C		1951	1952	1953	1954
P	Acer campestre	1	1	2	2
P	A. pseudo-Platanus	14	11	9	7
H	Agrostis alba	22	10	14	12
T	Aira caryophyllaea	2	2	6	1
H	Ajuga genevensis	1	3	1	1
H	Anthericum ramosum	1	1	1	1
T	Arenaria serpyllifolia	2	5	10	4
G	Asparagus officinalis	(1)	(1)		
H	Brachypodium pinnatum	(1)	(1)	9	11
H	Br. silvaticum	4	6	9	7
"	Bromus erectus		9	1	5
"	Brunella vulgaris		1	1	2
"	Campanula rotundifolia	3	3	1	2
"	Carex caryophyllaea		1	1	2
P	Carex Betulus	22	38	16	12
P	Cerastium coespitosum	1	2		1
H	C. semidecandrum	11			
T	Chaenorrhinum minus	1			
H2	Cirsium lanceolatum	4			
G	Convolvulus arvensis	1	1	2	1
T	Crepis setosa	1			
"	Cr. virens	2			
H	Danthonia de cumbens		1		
T	Erigeron canadense	4	1	2	2
H	Erophila verna			2	2
H	Euphorbia Cyperissias	24	31	4	3
P	Fagus silvatica	(1)	(1)	2	2
H	Festuca capillata		3	31	36
H	F. duriuscula		6		16
"	Fragaria vesca		4		18
Ch	Genista pilosa		(10)		
H	Geranium Robertianum	32	2		1
"	G. sanguineum	5	33		37
Ch	Helianthemum nummularium	7	4		5
H	Hieracium pilosella		10	15	17
Ch	Hippocrepis comosa		2	3	3
H	Holcus lanatus		4	6	3
"	Hypericum perforatum	1	3	6	5

T	<i>Crepis virens</i>	6
H2	<i>Hypochaeris radicata</i>	5
H	<i>Luzula campestris</i>	5
T	<i>Pedicularis silvatica</i>	5

plus 32 espèces de fréquence égale ou inférieure à 1 (15 monocarpiques, 8 H, 1 G, 3 Ch, 5 P).

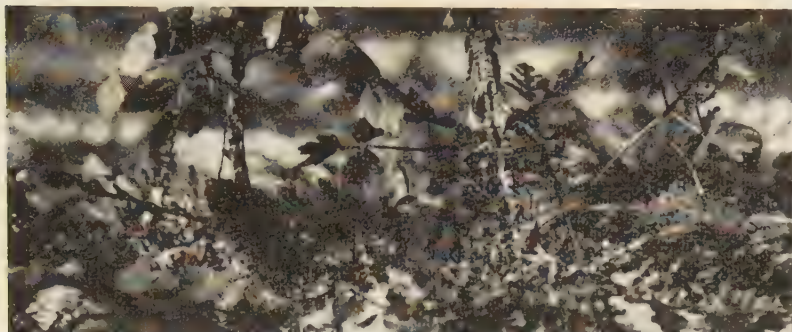
Spectre biologique :

	Γ	H	G	Ch	P
SB	39,0	45,7	1,7	8,5	5,1 %
SC	23,3	60,6	0,2	12,7	3,2 %



PILOT. 13. — Parcelle SNCF-D début septembre 1951. Végétation encore ouverte, mais beaucoup plus dense que sur SNCF-C à la même date. Hampes dressées d'*Erigeron canadensis* et de *Pracordium Oreocleum* (en général, repousses de souches profondes). Strate basse : très petites *Éricacées* (germinations), *Festuca* sp., *Carex* sp., *Hypochaeris radicata*.

Les espèces annuelles de friches et du *Corynephorum* sont nombreuses sur les espaces nus, mais leur fréquence reste faible, d'où leur importance assez réduite dans le spectre corrigé. À l'inverse, les hémicryptophytes et surtout les chaméphytes ont d'emblée une fréquence élevée qui



PHOT. 14. — SNCF-D en septembre 1951. Détail montrant le mélange de « calcicoles », de « calcifuges » et d'indifférentes. De gauche à droite : *Genista pilosa* au pied d'*Acer pseudo-Platanus*, *Erica cinerea* (germinations) avec au-dessus une feuille de *Peucedanum Oreoselinum* et un rameau de *Genista pilosa* ; hampe sèche d'*Erigeron canadensis*, *Pedicularis silvatica*, nouvelle feuille de *Peucedanum*.



PHOT. 15. — SNCF-D en septembre 1951. Un groupe de jeunes *Quercus lanuginosa* sur le sol encore nu. A gauche, jeunes *Calluna*.

s'exprime par un pourcentage nettement plus fort dans le spectre corrigé que dans le spectre brut. Il se peut que, comme sur SNCF-C, certaines plantes à enracinement profond aient survécu au décapage du terrain ; mais toutes les espèces vivaces étaient représentées par des plantules, parfois innombrables, en particulier pour les Éricacées.

La plupart des espèces proviennent, soit de porte-semences très proches, soit même, très probablement, de graines en vie ralentie dans le sol (1). Les plantes venues de plus loin (au moins 100 m) sont des annuelles de friches : *Crepis setosa*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus oleraceus* et *Trifolium campestre* ; elles représentent à peine 8 % de l'ensemble.

ANNÉE 1952.

Le peuplement est encore partiellement ouvert ; les Éricacées y sont abondantes, dominantes par endroits, où leurs germinations sont extrêmement denses.

		Fr./40	
H	<i>Festuca capillata</i>	40	1.2
Ch	<i>Calluna vulgaris</i>	39	2.3
»	<i>Erica cinerea</i>	39	2.3
H	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	38	1.2
T	<i>Aira caryophyllea</i>	34	1.2
H	<i>Geranium sanguineum</i>	34	1.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	26	1.1
Ch	<i>Potentilla verna</i>	26	2.2
H2	<i>Hypochaeris radicata</i>	23	1.1
T	<i>Erigeron canadensis</i>	21	1.1
H	<i>Kæleria gracilis</i>	21	1.1
»	<i>Hieracium Pilosella</i>	20	+ .3
»	<i>Veronica spicata</i>	19	1.1
»	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	18	1.1
»	<i>Rumex Acetosella</i>	18	1.2
»	<i>Hypochaeris maculata</i>	17	+ .1
»	<i>Danthonia decumbens</i>	16	1.1
Ch	<i>Genista pilosa</i>	16	+ .2
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	15	
H	<i>Solidago Virga-aurea</i>	15	
T	<i>Erophila verna</i>	14	
H	<i>Lotus corniculatus</i>	14	
»	<i>Agrostis alba</i>	12	+ .2
»	<i>Carex caryophyllea</i>	10	
»	<i>C. ericetorum</i>	10	
T	<i>Cuscuta epithymum</i>	9	
»	<i>Pedicularis silvatica</i>	9	
P	<i>Pinus silvestris</i>	(9)	
»	<i>Sarothamnus scoparius</i>	(8)	
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	(7)	
»	<i>Campanula rotundifolia</i>	7	
»	<i>Hypericum perforatum</i>	7	
»	<i>Sanguisorba minor</i>	7	
»	<i>Viola silvestris</i>	7	
H2	<i>Centaurium umbellatum</i>	6	
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	6	
»	<i>Scabiosa columbaria</i>	5	

plus 22 espèces de fréquence égale ou inférieure à 1 (7 monocarpiques, 8 H, 1 G, 2 Ch, 4 P).

Spectre biologique :

	T	H	G	Ch	P
SB	26	56	2	9	7 %
SC	22	61	»	14	3 %

1. La survie d'espèces de friches pouvant être longue (cf. GUYOT-MASSÉNOT, 1950, (CHOUARD, 1952), il n'est pas impossible que les plantes citées ensuite comme « venues de plus loin » aient la même origine.

Le nombre d'espèces annuelles a fortement diminué, mais leur importance dans le peuplement (spectre corrigé) a peu varié. Il en est de même pour les hémicryptophytes dont, au contraire, la proportion dans le spectre brut s'est nettement accrue. Les chaméphytes restent importants.

Évolution.

a) disparition :

Acer campestre
Anthericum ramosum
Carpinus Betulus
Crepis setosa
Cr. virens
Epilobium montanum

Filago canescens
Myosotis collina
Ornithopus perpusillus
Trifolium arvense
Tr. campestre
Veronica arvensis

La plupart des espèces disparues sont annuelles ; parmi les vivaces, les trois premières ont disparu sans fleurir. *Epilobium montanum*, plante silvatique, était d'ailleurs représentée par un individu isolé.

b) en régression :

Agrostis alba
Aira præcox
Ajuga genevensis
Campanula rotundifolia

Carex caryophyllea
Erigeron canadensis
Luzula campestris
Sonchus oleraceus

Il est à noter que beaucoup sont des vivaces qui, après avoir germé assez abondamment, se sont localisées en certains points où elles se sont en général maintenues.

c) en progression :

Carex ericetorum
Cuscuta epithymum
Festuca capillata
Fragaria vesca
Genista pilosa
Hypochaeris radicata
Pinus silvestris

Potentilla Tormentilla
Pulsatilla vulgaris
Sarothamnus scoparius
Sedum rupestre
Senecio vulgaris
Solidago Virga-aurea

La plupart sont des vivaces.

d) nouvelles :

Betula verrucosa
Bromus erectus
Festuca duriuscula

Rosa pimpinellifolia
Veronica spicata

Toutes sont vivaces et existaient en abondance dans la végétation immédiatement voisine. *Veronica spicata* présente d'emblée une fréquence très élevée. Il s'agit probablement de semences en place dans le sol, dont le décapage a provoqué la germination avec un certain retard.

En octobre 1952, un incendie a partiellement détruit la végétation spontanée en lisière S du terrain SNCF-D, sans affecter le peuplement étudié, où seules quelques touffes de Graminées vivaces, en bordure, ont été atteintes par le feu. A la même époque, un certain nombre de pieds de *Calluna* et d'*Erica* se sont desséchés et sont morts çà et là sur toute la surface étudiée, tandis que la plupart des touffes d'Éricacées voisines restaient vertes et vigoureuses. Ce fait reste inexpliqué ; en effet, l'incendie n'est pas en cause, le même phénomène ayant été observé à la même date sur LA.

ANNÉE 1953.

Les Éricacées subsistant sont devenues très vigoureuses et leurs touffes se sont étalées, formant une strate basse souvent dense, dans les vides de laquelle des colonies de Piloselle, de Petite-Oseille et de *Potentilla verna* se maintiennent, en taches de plus en plus denses mais à progression négligeable. Les annuelles sont nombreuses mais très petites (max. 15 cm. pour *Erigeron*, moins de 5 cm. pour toutes les autres). Les Mousses et les Lichens (*Cladonia*, *Peltigera*) sont à peine visibles.

		Fr./40	
H	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	40	1.2
T	<i>Aira caryophyllea</i>	40	2.2
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	36	1.2
Ch	<i>Erica cinerea</i>	34	3.3
T	<i>Erigeron canadensis</i>	34	1.1
H	<i>Festuca capillata</i>	32	1.1
Ch	<i>Calluna vulgaris</i>	30	2.3
H	<i>Kæleria gracilis</i>	28	1.1
Ch	<i>Potentilla verna</i>	28	2.3
H	<i>Geranium sanguineum</i>	27	1.2
»	<i>Danthonia decumbens</i>	26	1.1
»	<i>Carex caryophyllea</i>	23	1.1
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	23	1.1
«	<i>Agrostis alba</i>	39	2.2
T	<i>Erophila verna</i>	21	1.1
H2	<i>Hypochaeris radicata</i>	20	+ 1
H	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	20	+ 1
»	<i>Rumex Acetosella</i>	19	1.2
»	<i>Hieracium Pilosella</i>	16	1.2
»	<i>Veronica spicata</i>	16	1.2
»	<i>Brachypodium pinnatum</i>	14	+ 1
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	13	+ .2
H	<i>Lotus corniculatus</i>	11	
»	<i>Solidago Virga-aurea</i>	11	
»	<i>Carex ericetorum</i>	10	
»	<i>Campanula rotundifolia</i>	8	
»	<i>Hypochaeris maculata</i>	8	
T	<i>Arabidopsis Thaliana</i>	6	
Ch	<i>Genista pilosa</i>	6	
H	<i>Hypericum perforatum</i>	6	
»	<i>Scabiosa columbaria</i>	6	
T	<i>Aira præcox</i>	5	
H	<i>Senecio Jacobæa</i>	5	

plus 29 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (10 T, 11 H, 1 G, 3 Ch, 4 P).

Spectre biologique :

	T	H	G	Ch	P
SB	29	55	1,5	8	6,5 %
SC	28	60	»	10,5	1,5 %

La disparition de nombreuses touffes d'Éricacées a créé des vides où se sont répandues les annuelles, en nette expansion. Le recul relatif des vivaces est d'ailleurs très peu marqué.

Évolution.

a) disparues :

Acer Pseudoplatanus
Ajuga genevensis
Betula verrucosa
Centaureum umbellatum

Fragaria vesca
Oenothera biennis
Potentilla Tormentilla
Sonchus oleraceus

Ces plantes, en particulier les vivaces, ont été éliminées de façon purement accidentelle (Lapins pour *Ajuga* et *Fragaria*). La plupart n'étaient représentées que par un ou deux individus et, plus nombreuses, auraient peut-être échappé à la destruction.

b) en régression :

Calluna vulgaris
Cuscuta epithymum
Genista pilosa
Hypochaeris maculata
Luzula campestris
Pedicularis silvatica

Pinus silvestris
Polygala vulgaris
Sanguisorba minor
Sarothamnus scoparius
Viola silvestris

La régression de plusieurs vivaces n'est que temporaire.

c) en progression :

+ *Agrostis alba*
+ *Aira præcox*
Arenaria serpyllifolia
Brachypodium pinnatum
+ *Carex caryophylla*

Cerastium semidecandrum
Danthonia decumbens
+ *Erigeron canadensis*
+ *Erophila verna*
Rosa pimpinellifolia

Les espèces marquées + sont des annuelles ou mêmes des vivaces qui avaient régressé en 1952 ; leur expansion est peut-être liée à la régression des Éricacées, de même que les réapparitions d'annuelles (R dans la liste suivante).

d) nouvelles ou réapparues :

+ *Asperula cynanchica*
R *Crepis virens*
+ *Dianthus Carthusianorum*
Filago minima
Holcus lanatus
Molinia caerulea

R *Myosotis collina*
R *Ornithopus perpusillus*
+ *Thesium humifusum*
R *Trifolium arvense*
R *Veronica arvensis*

Cette liste comporte trois calcicoles préférantes (+) qui manquent pourtant sur SNCF-C. Toutes ces espèces peuvent venir, soit du voisinage immédiat, soit, pour les réapparitions, de semences en place depuis 1951.

ANNÉE 1954.

Les Éricacées ont repris leur progression, *Erica cinerea* étant plus vigoureuse et abondante que la Callune. Les vides sont devenus rares, mais restent riches en annuelles, toutes de petite taille. Les autres herbacées vivaces (Graminées, *Potentilla verna*...) forment des taches denses en mosaïque ; *Hieracium Pilosella*, assez clairsemée, semble moins éliminatrice que sur SNCF-C.

		Fr./40	
Ch	<i>Potentilla verna</i>	40	2.3
»	<i>Erica cinerea</i>	39	3.4
H	<i>Festuca capillata</i>	39	2.2

H	<i>Peucedanum Oreoselinum</i>	37	1.2
»	<i>Carex ericetorum</i>	35	1.2
Ch	<i>Calluna vulgaris</i>	34	3.4
H	<i>Danthonia decumbens</i>	28	1.2
T	<i>Aira caryophyllea</i>	27	1.2
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	24	1.1
»	<i>Kæleria gracilis</i>	23	1.1
»	<i>Agrostis alba</i>	21	1.2
»	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	20	1.1
»	<i>Geranium sanguineum</i>	19	+ 1
»	<i>Rumex Acetosella</i>	18	1.3
»	<i>Hieracium Pilosella</i>	15	1.2
H2	<i>Hypochaeris radicata</i>	14	+ 1
H	<i>H. maculata</i>	13	+ 1
T	<i>Erophila verna</i>	12	+ 2
H	<i>Lotus corniculatus</i>	12	
»	<i>Veronica spicata</i>	12	+ 2
»	<i>Molinia cærulea</i>	11	
Ch	<i>Genista pilosa</i>	10	
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	9	
H	<i>Solidago Virga-aurea</i>	9	
»	<i>Brachypodium pinnatum</i>	8	
»	<i>Campanula rotundifolia</i>	7	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	6	
P	<i>Sarothamnus scoparius</i>	6	
T	<i>Erigeron canadense</i>	5	
H	<i>Festuca duriuscula</i>	5	
»	<i>Scabiosa columbaria</i>	5	

plus 21 espèces de fréquence égale ou inférieure à 4 (3 monocarpiques, 12 H, 1 G, 2 Ch, 3 P).

Spectre biologique :

	T	H	G	Ch	P
SB	17	63,5	2	9,5	8 %
SC	13	70	»	14,5	2,5 %

Les herbacées vivaces et les chaméphytes ont repris leur progression, entraînant une régression marquée des annuelles.

Évolution.

a) disparues :

Arabidopsis Thaliana
Bromus sterilis
Crepis virens
Filago minima
Myosotis collina

Ornithopus perpusillus
Pedicularis silvatica
Senecio vulgaris
Trifolium arvense
Veronica arvensis

Sauf une vivace (*Asperula Cynanchica*) représentée d'ailleurs par un seul individu, toutes sont annuelles.

b) en régression :

Beaucoup sont aussi des annuelles, mais des vivaces calcicoles préférantes (+) reculent également devant les espèces sociales de la lande.

Aira caryophyllea
Aira præcox
Arenaria serpyllifolia
Brachypodium pinnatum
 + *Carex caryophyllea*
Cerastium semidecandrum

Erigeron canadensis
Erophila verna
 + *Geranium sanguineum*
 + *Hypericum perforatum*
Hypochaeris radicata
 + *Senecio Jacobæa*

c) en progression :

Ce sont toutes des espèces vivaces de landes, dont certaines cependant (+) vivent bien sur les pelouses calcaires, au moins à Fontainebleau et en plusieurs autres points du Bassin Parisien :

+ <i>Carex ericetorum</i>	<i>Molinia caerulea</i>
+ <i>Genista pilosa</i>	+ <i>Potentilla verna</i>
<i>Holcus lanatus</i>	<i>Sarothamnus scoparius</i>
+ <i>Hypochaeris maculata</i>	

d) nouvelles :

On constate seulement une réapparition : *Centaureum umbellatum*.

Caractères du peuplement SNCF-D.

L'aspect général est celui d'une lande rase à Éricacées, avec de rares vides à annuelles (surtout plantes du *Corynephorum*) ; néanmoins, d'assez nombreuses espèces réputées calcicoles sont abondantes, surtout parmi les vivaces à enracinement profond. Les seuls jeunes arbres qui subsistent sont les Chênes et les Pins, d'ailleurs très peu nombreux et à croissance faible.

Espèces spéciales :

Certaines de celles-ci ont disparu rapidement après floraison et n'ont probablement pas donné de semences fertiles :

<i>Asperula cynanchica</i>	<i>Oenothera biennis</i>
<i>Filago canescens</i>	

D'autres se sont maintenues ; certaines (+) peuvent vivre sur le calcaire nu et pourtant n'ont pas été observées sur SNCF-C :

<i>Cuscuta epithymum</i>	+ <i>Potentilla Tormentilla</i>
+ <i>Dianthus Carthusianorum</i>	+ <i>Thesium humifusum</i>
<i>Ornithopus perpusillus</i>	

Plusieurs enfin ont été observées, mais de façon fugace, sur d'autres terrains :

<i>Achillea Millefolium</i>	<i>Carex caryophylla</i>
<i>Asparagus officinalis</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>

Toutes ces espèces, sauf l'Ornithope, n'ont aucune valeur caractéristique vis-à-vis d'un peuplement sur sol meuble et légèrement acide ; ce sont simplement des hélioxérophiles, comme la plupart des plantes observées sur les divers terrains.

Les espèces disparues sans descendance, à développement normal sur d'autres terrains, sont :

<i>Acer campestre</i>	<i>Crepis setosa</i>
<i>A. Pseudoplatanus</i>	<i>Epilobium montanum</i>
<i>Ajuga genevensis</i>	<i>Filago minima</i>
<i>Anthericum ramosum</i>	<i>Fragaria vesca</i>
<i>Betula verrucosa</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Carpinus Betulus</i>	

Certaines ont été éliminées par la concurrence des vivaces ; ce sont au contraire des facteurs édaphiques qui semblent responsables de la disparition de nombreux arbres et d'une calcicole (*Anthericum*).

Origine des espèces :

Trois espèces au total (4 %) ont franchi plus de 100 m avant d'arriver sur SNCF-D ; aucune n'a joué un rôle, même réduit, dans le dynamisme du peuplement ; *Sonchus oleraceus* était disparu dès la troisième année, *Crepis setosa* et *Trifolium campestre* ont été fugaces. Pratiquement, toutes les espèces du peuplement sont donc venues des environs immédiats.

Évolution du peuplement.

A. Variations qualitatives (fig. 25, p. 135).

1° Plantes de première année.

En dehors des espèces fugaces, ce sont quelques annuelles et un plus grand nombre de vivaces (+) à régression lente mais régulière :

+ <i>Campanula rotundifolia</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Crepis virens</i>	<i>Trifolium arvense</i>
+ <i>Geranium sanguineum</i>	+ <i>Viola silvestris</i>
+ <i>Luzula campestris</i>	

Carex caryophylla, *Hieracium Pilosella* et *Hypochaeris maculata* ont régressé moins régulièrement. A l'exception d'une sciaphile (*Viola*), toutes les vivaces sont calcicoles préférantes qui ont reculé devant des espèces mieux adaptées au substrat.

2° Plantes de deuxième année.

<i>Cuscuta Epithymum</i>	<i>Sanguisorba minor</i>
<i>Genista pilosa</i>	<i>Solidago Virga-aurea</i>
<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Veronica spicata</i>
<i>Pedicularis silvatica</i>	

Près de la moitié sont monocarpiques, et les vivaces présentent un maximum peu marqué ; sauf *Pedicularis*, elles sont calcicoles ou indifférentes. Les germinations du Pin ont été plus nombreuses à ce stade.

3° Plantes de troisième année.

<i>Aira caryophylla</i>	<i>Cerastium semidecandrum</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Erophila verna</i>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Kaëleria gracilis</i>

Ce sont presque toutes des plantes du *Corynephorum*, progressant à la faveur de la régression temporaire des *Ericacées*.

4° Plantes de quatrième année.

Quelques graminoides vivaces tendent à occuper les espaces laissés nus par les *Ericacées* : *Carex ericetorum*, *Danthonia decumbens* et *Molinia cærulea*.

En résumé, malgré ses faibles variations, le peuplement est passé par les stades suivants (tabl. 21 bis) :

TABL. 21 bis - Parcelle SNCF-D.

1954 Lande à *Ericacées* avec taches de Graminées et *Carex*

1953 Expansion temporaire du *Corynephorum*

1951-52 Friche à thérophytes indifférentes et calcicoles vivaces

Les plantes calcifuges à enracinement superficiel semblent avoir pris l'avantage sur les calcicoles à enracinement profond.

B. Évolution quantitative.

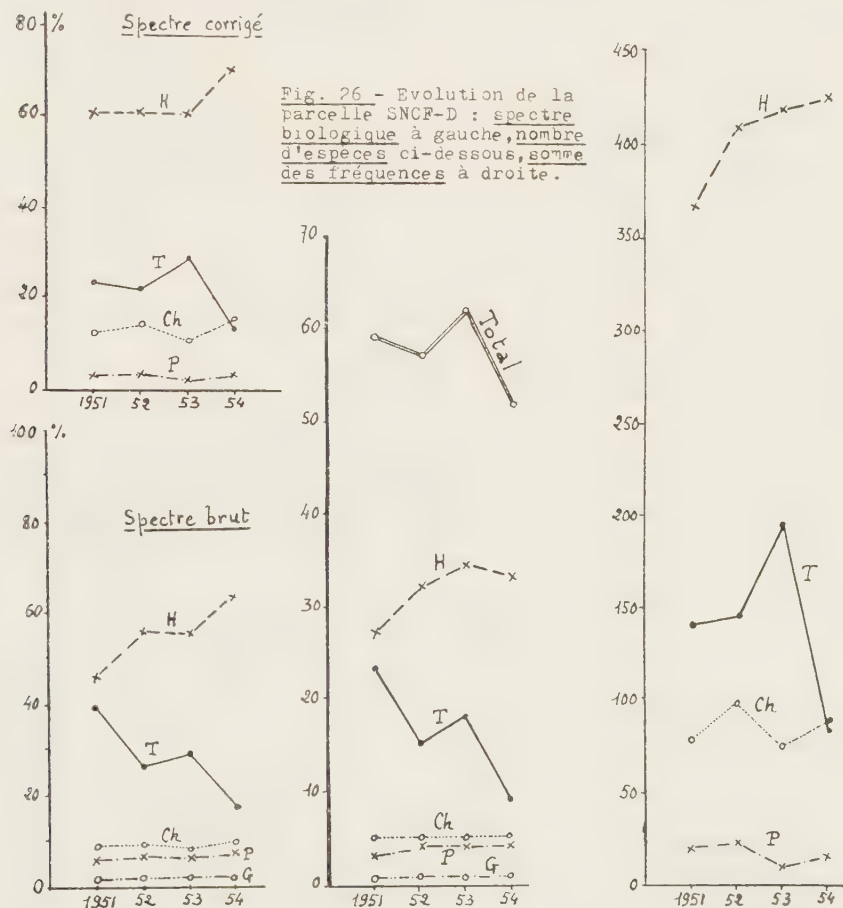
1° Coefficients de stabilité :

83,3 % entre 1951 et 1952

84 % « 1952 et 1953

83 % « 1953 et 1954

Ces valeurs particulièrement élevées indiquent une évolution faible ; les espèces transitoires ont un rôle négligeable.



2° Spectre biologique (fig. 26) :

Les annuelles ont régressé irrégulièrement. SB montre que le nombre relatif de leurs espèces était maximum la première année, mais SC souligne l'expansion de troisième année, qui a favorisé, nous l'avons vu, les psam-

mophiles du *Corynephorum*. La figure 26 (à gauche et au centre) indique que les mêmes variations s'observent en valeur absolue, avec un maximum très accentué du nombre d'individus de thérophytes en 1953.

Le nombre d'espèces d'hémicryptophytes a peu varié les trois dernières années ; leur fréquence n'a cessé d'augmenter, mais de plus en plus lentement (fig. 26 à droite). En valeur relative, cela se traduit cependant par un important progrès entre 1953 et 54 (fig. 26, SC).

Le rôle des géophytes a été constamment négligeable (une espèce, de fréquence 1, chaque année) : ils ne sont pas indiqués sur la figure 26.

Les chaméphytes ont été toujours représentés par 5 espèces, avec un nombre variable, mais élevé d'individus (fig. 26, au centre et à droite) ; il en résulte des variations du spectre biologique difficiles à interpréter.

Les phanérophytes ont eu constamment une faible importance dans le peuplement (SC). Leur fréquence a été initialement assez élevée, puis beaucoup ont disparu.

TABL. 22 - Nombre d'espèces :	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	4	7	11
2°-nouvelles	59	7	6	0
3°-de 1954 présentes chaque année	41	7	4	0
-idem %	78,8	13,5	7,7	0
4°-de 1954 présentes ch. année, % compte tenu des fréqu. (voir texte avant tabl. 8)	85,5	12,0	2,5	0

3° Disparitions, espèces nouvelles (tabl. 22).

La sélection est de plus en plus importante, l'implantation des espèces nouvelles de plus en plus difficile : le peuplement initial est, encore ici, le plus important dans la constitution de la population 1954.

La végétation de SNCF-D a comporté (tabl. 23) 4 fugaces et 72 espèces à développement normal : 24 annuelles (33,3 %), 38 hémicryptophytes (52,8 %), 1 géophyte (1,4 %), 5 chaméphytes (6,9 %) et 4 phanérophytes (5,6 %).

C. — Terrains « LA » et « LC ».

Ces terrains ont été établis dans une lande sèche à *Erica-Calluna*, consécutive à deux incendies successifs dans une pinède de *Pinus silvestris*. Cette pinède subsiste au N et à l'W, sous forme d'une futaie âgée, à 100 m environ des surfaces étudiées.

Le premier incendie (1945) a entraîné l'apparition d'une strate dense et haute (60 cm min.) d'Éricacées (surtout *Calluna*) où la Molinie est restée très dispersée. Au contact de la pinède, de nombreux jeunes Pins se sont installés. Le second incendie (1947) a détruit partiellement la callunaie précédente. Il s'est établi sur la surface brûlée deux fois un peuplement assez dense de *Molinia* où les Bruyères (*Calluna* et surtout *Erica*) sont restées basses (15-25 cm) et discontinues et où les Pins n'ont pas pénétré. C'est là que la surface expérimentale a été dénudée.

Cette lande rase, à sol inégal et bosselé, est sur « éboulis des basses plaines ». De nombreux essais calcimétriques ont révélé une décalcification à peu près totale du substrat, dont le pH est rarement supérieur à 5,5 et qui porte alors une flore à dominance calcifuge.

1) Parties denses :

<i>Calluna vulgaris</i>	3.3	<i>Pteridium aquilinum</i>	2.1
<i>Carex pilulifera</i>	1.2	<i>Sarothamnus scoparius</i>	+ .3
<i>Centaurium umbellatum</i>	+ .1	<i>Teucrium Scorodonia</i>	+ .1
<i>Danthonia decumbens</i>	+ .2	<i>Veronica officinalis</i>	+ .1
<i>Erica cinerea</i>	4.3	<i>Viola silvestris</i>	+ .1

avec çà et là quelques *Betula verrucosa* et buissons de *Rubus*. Les Mousses sont surtout représentées par *Dicranum scoparium* et *Pleurozium Schreberi*. C'est exactement la lande sèche à Éricacées décrite par Allorge, 1922, Lemée, 1937 et Duchaufour, 1948.

2) Parties dénudées :

<i>Aire caryophyllea</i>	+ .1	<i>Pedicularis silvatica</i>	+ .2
<i>A. præcox</i>	+ .1	<i>Polytrichum juniperinum</i>	1.3
<i>Ceratodon purpureus</i>	1.3	<i>P. piliferum</i>	+ .2
<i>Festuca capillata</i>	1.2	<i>Rumex Acetosella</i>	1.2
<i>Filago minima</i>	+ .1		

c'est la flore typique des vides à sol sableux-humifère au sein des landes sèches.

Quelques zones calcarifères, très localisées, la plus proche étant à 5 m à l'W de la surface LA, possèdent en propre :

<i>Ajuga genevensis</i>	+ .1	<i>Polygala vulgaris</i>	+ .1
<i>Carex ericetorum</i>	+ .1	<i>Rosa pimpinellifolia</i>	1.1
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	1.1	<i>Sanguisorba minor</i>	+ .1
<i>Koeleria gracilis</i>	+	<i>Teucrium Chamædryas</i>	+ .2
<i>Linum catharticum</i>	+		

dont aucune n'est caractéristique exclusive des sols calcarifères. En un seul endroit cependant, à 25-30 m à l'E de LA, on observe par taches des espèces plus spécialisées :

<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Hippocrepis comosa</i>
<i>Filipendula hexapetala</i>	<i>Polygonatum odoratum</i>
<i>Geranium sanguineum</i>	<i>Viola hirta</i> (r)

qui se retrouvent au bord du sentier parallèle à la voie ferrée. Ce sont des espèces de pré-bois (Gaume, 1928), absentes partout ailleurs dans la lande.

Celle-ci renferme enfin des plantes réparties sur tous les sols :

	Acid.	Calc.		Acid.	Calc.
<i>Agrostis alba</i>	1.2	1.1	<i>Festuca duriuscula</i>	+ .1	1.1
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+ .1	1.2	<i>Genista pilosa</i>	+ .2	+ .1
<i>Campanula rotundifolia</i>	+ .1	+ .1	<i>Hieracium Pilosella</i>	1.1	2.2
<i>Carex caryophyllea</i>	+ .1	+ .2	<i>Hypericum perforatum</i>	+ .1	1.2
<i>Cerastium cæspitosum</i>	+ .1	+ .1	<i>Luzula campestris</i>	+ .1	+ .2
<i>C. semidecandrum</i>	+ .1	2.2	<i>Molinia caerulea</i>	3.3	1.2
<i>Cuscuta Epithymum</i>	+ .2	+ .2	<i>Potentilla verna</i>	+ .1	1.2

A 30 m, un rideau de *Cupressus* sp. en partie détruit sépare la lande du sentier indiqué plus haut. Les parties dénudées de ce chemin, mélange de sable et de ballast, portent un *Corynephorum* rudimentaire, mêlé de nombreuses espèces de chemins secs :

Achillea millefolium
Bromus mollis
Crassula muscosa
Crepis setosa
Medicago Lupulina
M. minima
Mibora minima
Minuartia tenuifolia
Plantago major

Poa annua
Potentilla argentea
Sagina procumbens
Scleranthus annuus
Taraxacum Dens-leonis
Teesdalea nudicaulis
Trifolium arvense
Veronica arvensis
Vicia lathyroides

Cette végétation disparaît en partie sous les rares arbres (*Betula*, *Carpinus* et surtout *Acer pseudo-Platanus*). Les bordures buissonnantes (*Rubus*, *Ligustrum*, *Prunus spinosa*...) sont envahies de plantes de friches :

Carduus nutans
Cirsium lanceolatum
Convolvulus arvensis
Holcus lanatus
Hypochaeris glabra
H. radicata
Lithospermum officinale
Oenothera biennis

Picris hieracioides
Poa compressa
P. trivialis
P. pratensis
Reseda lutea
Saponaria officinalis
Senecio Jacobæa
Stachys annuus



PHOT. 16. — Parcelles LC et LA (au fond) en mai 1951. Très nombreuses germinations sur LA (*Éricacées*, *Filago minima*...) ; LC encore à peu près dépourvue de végétation. Les *Pteris* ont été enlevées sur LA ; deux frondes ont traversé le calcaire en LC ; peu éliminatrices, je les ai laissées. Elles sont restées absolument normales, et aucune influence due au substrat calcaire n'a été visible. De nouvelles frondes apparues au printemps 1952 ont été enlevées comme sur LA.

De l'autre côté de la voie ferrée, un large espace autour de la sous-station électrique, est dénudé et porte de nombreuses espèces de cultures sarclées.

Le décapage a été effectué sur un carré de 10 m sur 10 m, entièrement situé sur la lande acide à *Erica*. A l'angle SE, une couche de calcaire de même nature que sur LC a été répandue sur une épaisseur de 25 cm, et une surface de 16 m² environ (cf. phot. 16). La mise en place a été terminée en juin 1950. Des frondes de *Pteris*, poussées ensuite, ont été

régulièrement sectionnées dès leur apparition en 1950, 51 et 52. En 1953, cette Fougère avait pratiquement disparu.

Nous étudierons séparément le peuplement sur calcaire (LC) et sur sol de lande (LA) ; le pH de ce dernier est donné, p. 15.

1. — PEUPLEMENT LC.

ANNÉE 1951.

De très rares germinations étaient visibles dès octobre 1950. Au printemps suivant, d'assez nombreuses espèces sont apparues, mais toujours isolées, très peu vigoureuses en général (phot. 16). Peuplement très clairsemé, même à la fin de l'été, où les plantes étaient devenues plus visibles :

P	<i>Carpinus Betulus</i>	Fe./16
H	<i>Reseda lutea</i>	(10)
T	<i>Chænorrhinum minus</i>	5
H	<i>Ajuga genevensis</i>	(4)
P	<i>Acer Pseudoplatanus</i>	(3)
T	<i>Erigeron canadensis</i>	3
H	<i>Cerastium cæspitosum</i>	2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	(2)
T!	<i>Geranium Robertianum</i>	2
H	<i>Hypericum perforatum</i>	2
»	<i>Sanguisorba minor</i>	(2)

plus 17 espèces de fréquence 1 (9 monocarpiques, 6 H, 1 G, 1 Ch).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	P
SB	42	46	4,5	8 %
SC	29	47,5	1,5	22 %

Les espèces dont l'origine est la plus lointaine sont des annuelles de cultures sarclées dont les porte-graines probables se trouvent à 100-150 m autour de la sous-station électrique ; toutes les autres viennent des environs immédiats. Dix-sept espèces sur vingt-huit (61 %) sont représentées par un seul individu ; ce sont en général celles dont l'origine est la plus lointaine (1).

L'abondance relative des semis d'arbres, surtout de Charme, est un caractère constant des trois terrains calcaires étudiés.

ANNÉE 1952.

La surface LC semble encore à peu près nue : la plupart des espèces du peuplement sont petites, peu visibles, à l'exception de *Poa compressa* et *Lithospermum officinale*, normaux :

P	<i>Carpinus Betulus</i>	Fr./16	
H	<i>Reseda lutea</i>	(16)	1.1
»	<i>Agrostis alba</i>	9	
		(7)	

1. Seul *Geranium Robertianum* n'a pas de porte-semences proche, mais il était abondant près du lieu de prélèvement du calcaire et ses fruits ont pu être transportés avec lui ; il en est peut-être de même pour *Chænorrhinum minus* et *Cirsium lanceolatum*, apparues à la même date sur SNCF-C.

H	<i>Ajuga genevensis</i>	6	+.2
»	<i>Poa compressa</i>	6	+.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	5	
»	<i>Plantago major</i>	5	
T	<i>Crepis virens</i>	3	
»	<i>Erigeron canadensis</i>	3	
H	<i>Brachypodium silvaticum</i>	2	
H2	<i>Carduus nutans</i>	2	
H	<i>Cerastium cespitosum</i>	2	
»	<i>Holcus lanatus</i>	2	
»	<i>Hypericum perforatum</i>	2	
T	<i>Poa annua</i>	2	

plus 12 espèces de fréquence 1 (3 T, 5 H, 1 G, 3 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	P
SB	28	60	4	8 %
SC	16	62	1	21 %

Les annuelles ont diminué en nombre et en fréquence au profit des hémicryptophytes. Les jeunes arbres conservent leur importance relative. Notons enfin que LC est le seul terrain à présenter la deuxième année une diminution du nombre de ses espèces.

a) espèces disparues :

<i>Anagallis phænicea</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
<i>Chænorrhinum minus</i>	<i>Setaria viridis</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Stachys annuus</i>
<i>Geranium Robertianum</i>	<i>Viola silvestris</i>
<i>Hippocrepis comosa</i>	

L'observation des autres terrains de même nature montre que la plupart des plantes ci-dessus sont capables de se maintenir et même de se multiplier sur ce substrat. Leur disparition n'est donc pas due à la nature du sol, ni d'ailleurs à la concurrence, extrêmement réduite. Beaucoup étaient par pieds isolés et nous verrons qu'il existe peut-être une relation entre ce fait et la disparition de ces plantes.

b) en régression :

Acer Pseudoplatanus, dont la plupart des germinations ont disparu, à l'exception d'une seule qui s'est maintenue les années suivantes.

c) en progression :

<i>Crepis virens</i>	<i>Plantago major</i>
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	

La fréquence d'*Ajuga genevensis* n'a que peu augmenté, mais ses rosettes se sont multipliées sur place. Il est apparu de nombreuses germinations nouvelles de *Carpinus*, tandis que les anciennes se maintenaient en général.

d) nouvelles :

<i>Brachypodium silvaticum</i>	<i>Pinus silvestris</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Holcus lanatus</i>	<i>P. compressa</i>
<i>Medicago Lupulina</i>	<i>Prunus spinosa</i>

La plupart viennent du chemin (40-60 m), sauf la première qui a pu être introduite comme *Geranium Robertianum* (cf. 1951).

En octobre 1952, l'aspect est inchangé ; malgré quelques rosettes nouvelles et de rares touffes vigoureuses, le degré de recouvrement n'atteint pas 10 %.

ANNÉE 1953.

Quelques espèces (+ ci-dessous) ont une vigueur normale, mais la plupart ont une vitalité réduite.

		Fr./16	
H	+ <i>Poa compressa</i>	10	1.2
»	+ <i>Agrostis alba</i>	9	+ .2
»	<i>Reseda lutea</i>	9	
»	+ <i>Ajuga genevensis</i>	7	+ .2
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(7)	
H	<i>Festuca capillata</i>	5	
T	+ <i>Euphorbia Cyparissias</i>	4	+ .2
»	<i>Poa annua</i>	4	
H	<i>Cerastium cæspitosum</i>	2	
G	<i>Convolvulus arvensis</i>	2	
H	+ <i>Holcus lanatus</i>	2	
T	<i>Erigeron canadensis</i>	2	
H	+ <i>Lithospermum officinale</i>	2	

plus 18 espèces de fréquence 1 (6 monocarpiques, 10 H, 1 G, 1 P).

Un *Rumex Acetosella* est en bordure, en continuité avec des colonies denses sur sables acides, mais a incontestablement son appareil souterrain (racines et rhizomes) en contact avec le calcaire. *Aira præcox*, plus nettement fixé sur LC, est apparu sur du sable humifère projeté par des Lapins (sur qq cm² et une épaisseur de 1/2 mm) : la plus grande partie de son appareil radiculaire est dans le calcaire. *Festuca capillata* est en plein calcaire (cf. SNCF-C).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	P
SB	27	60	6,5	6,5 %
SC	15	72	3	10 %

La proportion d'annuelles a peu varié ; les herbacées vivaces se sont étendues ; la régression des jeunes arbres porte essentiellement sur les derniers apparus.

a) espèces disparues :

Carduus nutans

Crepis virens

Linum catharticum

Pinus silvestris

Prunus spinosa

les deux dernières étant des germinations isolées et fugaces et les trois premières des annuelles sans importance dans le peuplement 1952.

b) en régression :

Brachypodium silvaticum

Carpinus Betulus

Hypericum perforatum

Plantago major

c) en progression :

Cette progression est à peine marquée pour *Convolvulus arvensis* et *Lithospermum officinale* ; elle est plus nette pour *Poa annua* et surtout *P. compressa* dont les rhizomes s'étendent vigoureusement.

d) nouvelles :

+ <i>Aira præcox</i>	<i>Molinia cærulea</i>
+ <i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Picris hieracioides</i>
<i>Cirsium arvense</i>	<i>Polygala vulgaris</i>
<i>Festuca capillata</i>	<i>Viola hirta</i>
+ <i>Lagoseris sancta</i>	

Plusieurs sont encore annuelles (+).

ANNÉE 1954.

Le peuplement a peu changé d'aspect ; cependant, la densité des colonies d'*Ajuga genevensis* et de *Poa compressa* a nettement augmenté sans que ces espèces aient pour autant un effet éliminateur.

		Fr./16	
H	<i>Agrostis alba</i>	13	1.2
»	<i>Ajuga genevensis</i>	10	1.2
»	<i>Festuca capillata</i>	9	1.1
»	<i>Poa compressa</i>	8	1.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	7	+ .2
»	<i>Reseda lutea</i>	5	
»	<i>Hypericum perforatum</i>	4	
»	<i>Sanguisorba minor</i>	4	
»	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>	3	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	2	
P	<i>Carpinus Betulus</i>	(2)	
H	<i>Cerastium cæspitosum</i>	2	
»	<i>Lithospermum officinale</i>	2	
»	<i>Medicago Lupulina</i>	2	
»	<i>Molinia cærulea</i>	2	

plus 14 espèces de fréquence 1 (4 T, 5 H, 2 G, 3 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	P
SB	17,2	62,1	7,5	13,2 %
SC	6,6	83,7	3,1	6,6 %

Les annuelles régressent nettement ; le nombre des herbacées vivaces reste à peu près constant (spectre brut), mais chacune occupe une aire plus étendue, d'où une nette augmentation de leur importance dans le spectre corrigé.

Les hémicryptophytes forment donc l'essentiel du peuplement.

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Brachypodium silvaticum</i>	<i>Picris hieracioides</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Polygala vulgaris</i>
<i>Cirsium lanceolatum</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Lagoseris sancta</i>	

Sauf la première, silvatique résistant mal à une insolation maximum, toutes sont des calcicoles xérophiles capables de peupler une friche analogue à LC, et leur disparition n'est due, ni à des raisons écologiques, ni à la concurrence. Ici encore, toutes étaient représentées par des individus isolés.

b) en régression :

Carpinus Betulus
Convolvulus arvensis
Erigeron canadensis

Holcus lanatus
Poa annua
Reseda lutea

Ici encore, la concurrence ne paraît pas expliquer ces régressions, le peuplement étant encore très ouvert.

c) en progression :

Euphorbia Cyparissias
Festuca capillata
Hypericum perforatum

Molinia caerulea
Sanguisorba minor
Taraxacum Dens-leonis

Toutes sont des hémicryptophytes.

d) nouvelles :

Arenaria serpyllifolia
Hieracium Pilosella

Sarothamnus scoparius

La dernière est à l'état de germinations très peu vigoureuses. Il existe aussi deux réapparitions : *Linum catharticum* et *Pinus silvestris*.

Caractères du peuplement.

Quatre ans après l'installation des premières germinations, LC est la surface qui présente nettement la végétation la plus clairsemée et la moins vigoureuse : son aspect est identique à celui du terrain SNCF-C la première année.

Espèces spéciales :

Toutes sont représentées par des individus isolés, mais certaines (+) sont des calcicoles xérophiles préférantes :

Cirsium arvense
Lagoseris sancta
 + *Linum catharticum*
 + *Lithospermum officinale*

Picris hieracioides
Polygonum aviculare
 + *Stachys annuus*
 + *Viola hirta*

Les espèces suivantes ont disparu sans fleurir (+) ou tout au moins sans donner de semences fertiles, alors qu'elles existaient dans d'autres terrains :

= *Anagallis phænicea*
 = *Brachypodium silvaticum*
Carduus nutans
 = *Cerastium semidecandrum*
Chænorhynchum minus
Digitaria sanguinalis

Geranium Robertianum
 = + *Hippocrepis comosa*
 + *Polygala vulgaris*
 + *Prunus spinosa*
 = *Setaria viridis*
 + *Viola silvestris*

Plusieurs (=) se sont parfaitement multipliées sur les surfaces C et SNCF-C, de même nature. Leur élimination n'est due, ni à des causes écologiques, ni à la concurrence.

Origine des espèces.

33,5 % seulement des plantes viennent des environs immédiats (portegraines à moins de 10 m) ; 16,5 % ont franchi 30-40 m, venant de la limite E ou N de la lande. Des bords les plus proches de la voie ferrée (50-70 m) viennent 23 % du peuplement et 20,5 % de la friche entourant la sous-station (env. 100 m). Trois espèces (6,5 %) ont peut-être une origine plus lointaine mais ont pu avoir été transportées avec le calcaire.

*Évolution.*A. *Variations qualitatives* (fig. 28).1) *Espèces de première année* :

Presque toutes annuelles, leur rôle a été à peu près nul dans la physiologie et l'évolution ultérieure du peuplement :

Anagallis phœnicea
Chænorrhinum minus
Digitaria sanguinalis
Geranium Robertianum

Polygonum aviculare
Setaria viridis
Stachys annuus

Ces espèces, isolées et chétives, n'ont pas eu le développement qu'elles ont présenté pour la plupart dans les autres terrains calcaires.

2) *Deuxième année* :

On observe à ce stade le plus grand nombre des germinations de Charme, et une expansion assez nette de quelques plantes de friches qui, contrairement aux précédentes, se sont souvent multipliées sur place.

Brachypodium silvaticum
Carduus nutans

Crepis virens
Plantago major

3) *Troisième année* :

Comme la première année, ce sont des plantes isolées, chétives et vite disparues :

Cerastium semidecandrum
Convolvulus arvensis

Lagoseris sancta
Picris hieracioides

Poa compressa a légèrement régressé en 1954, mais partout où il a persisté, la densité de ses peuplements a augmenté.

4) *Quatrième année* :

Trois hémicryptophytes n'ont cessé de progresser : une calcicole préférante, *Ajuga genevensis*, une indifférente, *Agrostis alba*, enfin une espèce réputée calcifuge, mais que nous avons déjà observée sur SNCF-C, *Festuca capillata*. Cette dernière est d'ailleurs en médiocre état physiologique.

Une autre calcicole préférante, *Euphorbia Cyparissias*, s'est développée plus irrégulièrement.

Aucune des espèces apparues successivement n'a été suffisamment abondante pour donner lieu à compétition. L'aspect du peuplement est resté pratiquement invariable et on ne peut distinguer de stades successifs.

B. *Variations quantitatives.*a) *Coefficient de stabilité* :

— 59,2 % entre 1951 et 52
 — 69,7 % « 1952 et 53
 — 71,4 % « 1953 et 54

Bien que très ouvert, le peuplement se révèle assez stable, au moins les trois dernières années.

b) *Spectre biologique* (fig. 27) :

Les thérophytes n'ont cessé de régresser, tant en nombre d'espèces (fig. 27 à gauche) qu'en fréquence (fig. 27, à droite).

Les hémicryptophytes ont pris une importance de plus en plus grande dans le peuplement (fig. 27, à droite), bien que leur proportion dans le « spectre brut » se soit vite stabilisée. Le rôle des géophytes a été faible.

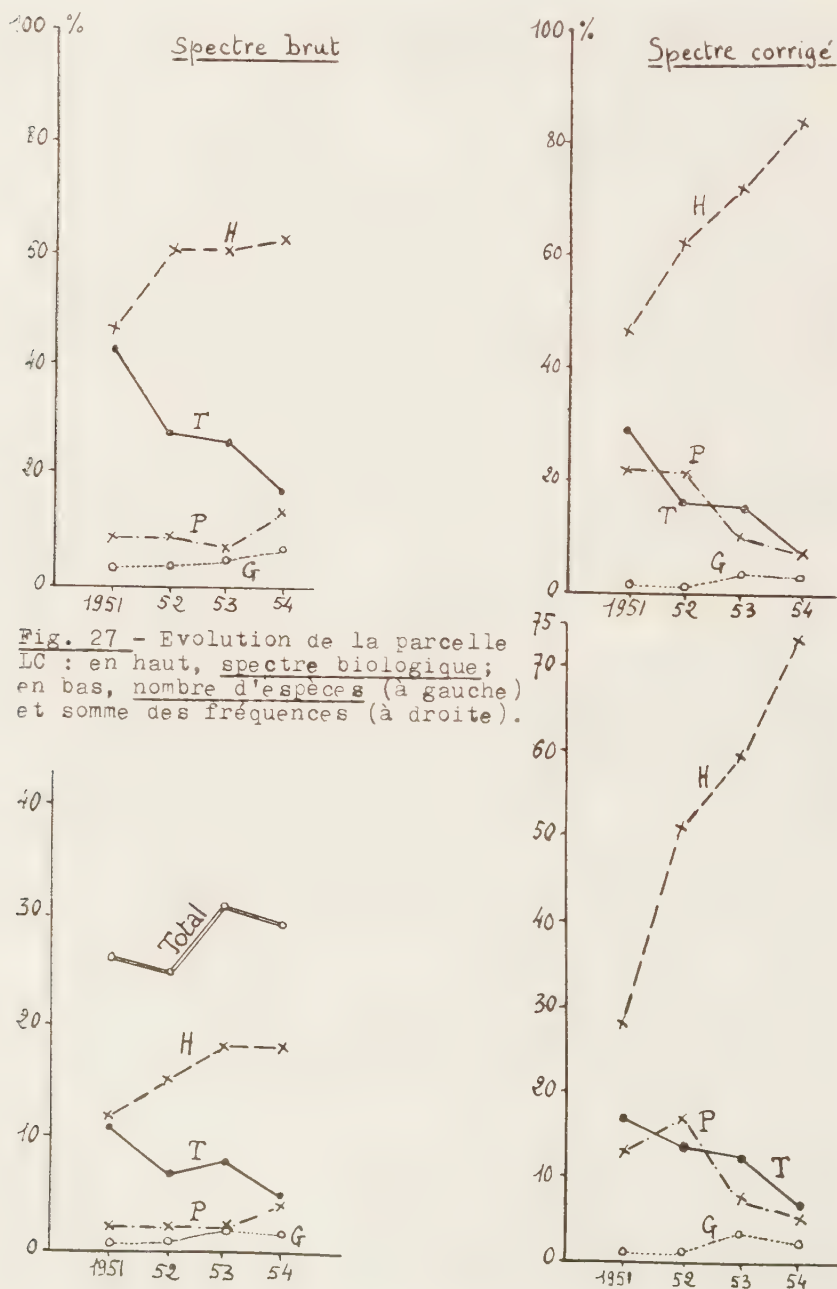


Fig. 27 - Evolution de la parcelle LC : en haut, spectre biologique; en bas, nombre d'espèces (à gauche) et somme des fréquences (à droite).

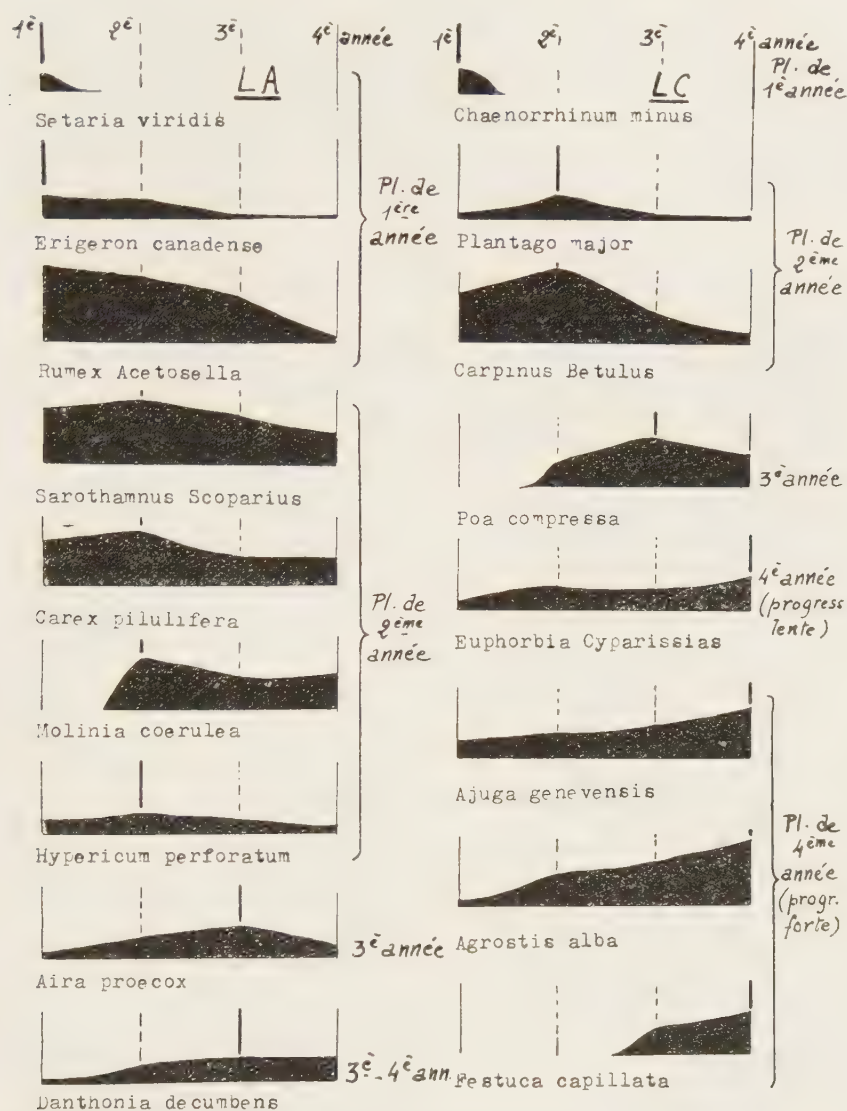


Fig. 28 - Evolution des peuplements LA et LC.

Les « arbres » ont régressé assez régulièrement (fig. 27, à droite), mais deux faits ont entraîné une remontée de la courbe représentative SB. en 1954. Un groupe de jeunes *Sarthamnus scoparius* s'est développé en plein calcaire ; ils disparaîtront probablement. Une germination de Pin est apparue, comme en 1952. La première avait été fugace, mais rien ne prouve que cette espèce, qui s'est bien développée sur SNCF-C, ne se maintienne cette fois.

TABL. 24 - Nombre d'espèces :	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	7	2	6
2°-nouvelles	26	6	8	4
3°-de 1954 présentes chaque année	16	4	5	4
-idem %	55,2	13,8	17,2	13,8
4°-idem % compte tenu des fréq. (voir texte avant tabl. 8)	65,9	13,2	15,4	5,5

TABL. 25 - Terrain LC .	1951	1952	1953	1954
P Acer pseudo-Platanus	3	1	1	1
H Agrostis alba	1	7	9	13
T Aira proecox			1	1
H Ajuga genevensis	4	6	7	10
T Anagallis phoenicea	1			
" Arenaria serpyllifolia				2
H Brachypodium silvaticum		2	1	
H2 Carduus nutans		2		
P Carpinus Betulus	10	16	7	2
H Cerastium coespitosum	2	2	2	2
T C. semidecandrum			1	
" Chaenorrhinum minus	5			
G Cirsium arvense			1	1
H2 C. lanceolatum	1	1	1	
G Convolvulus arvensis	1	1	2	1
T Crepis virens	1	3		
" Digitalis sanguinalis	1			
" Erigeron canadense	3	3	2	1
H Euphorbia Cyparissias	2	5	4	7
" Festuca capillata			5	9
" Geranium Robertianum	2			
" Hieracium Pilosella				1
Ch Hippocrepis comosa	(1)			
H Holcus lanatus		2	2	1
" Hypericum perforatum	2	2	1	4
T Lagoseris sancta			1	
" Linum Catharticum	1	1	-	1
H Lithospermum officinale	1	1	2	2
" Medicago Lupulina		1	1	2
" Molinia coerulea			1	2
H2 Picris hieracioides			1	
P Pinus silvestris		(1)		1
H Plantago major	1	5	1	1
T Poa annua		2	4	1
H P. compressa		6	10	8
" Polygala vulgaris			(1)	
T Polygonum aviculare	1			
P Prunus spinosa		(1)		
H Reseda lutea	9	9	9	5
" Sanguisorba minor	2	1	1	4
P Sarrothamnus scoparius				1
H Senecio Jacobaea	1	1	1	1
T Setaria viridis	1			
" Sonchus oleraceus	1	1	1	
" Stachys annuus	1			
H Taraxacum dens-Leonis	1	1	1	3
" Viola hirta			1	1
" V. silvestris	(1)			

c) *Disparitions, espèces nouvelles* (tabl. 24) :

Contrairement à ce qui se produit pour beaucoup d'autres peuplements, le nombre d'espèces nouvelles reste relativement important en 1954. Le nombre d'espèces disparues est maximum la seconde année, contrairement à ce qui a été souvent observé.

Le tableau 25 comporte 4 espèces fugaces et 44 à développement normal jusqu'en 1954 : 18 annuelles (40,9 %), 20 hémicryptophytes (45,5 %), 2 géophytes (4,5 %) et 4 phanérophytes (9,1 %).

2. — PEUPLEMENT LA.

En octobre 1950, *Setaria viridis*, apparue sur la terre remuée par les Lapins, était fleurie, ainsi que quelques individus d'*Erigeron canadense* et de *Filago minima*. De nombreuses rosettes de ces dernières plantes étaient visibles, ainsi que les espèces suivantes, toutes à l'état végétatif :

<i>Campanula rotundifolia</i>	r	<i>Scabiosa columbaria</i>	r
<i>Polytrichum juniperinum</i>	abdt	<i>Senecio Jacobaea</i>	r
<i>Rumex Acetosella</i>	pab	<i>S. silvaticus</i>	r
<i>Sarothamnus scoparius</i>	r		

Ces plantes sont très dispersées, sauf *Polytrichum* qui forme par endroits de petites plaques. Toutes les phanérogames étaient visibles dès juillet 1950, quelques semaines après le décapage, ce qui semble indiquer que ce premier peuplement a pour origine des semences dormantes déjà en place dans le sol (Guyot, 1950).

ANNÉE 1951.

		Fr./84	
Ch	<i>Calluna vulgaris</i>	(84)	2.1
»	<i>Erica cinerea</i>	(84)	2.2
H	<i>Rumex Acetosella</i>	(82)	1.2
T	<i>Filago minima</i>	82	1.2
P	<i>Sarothamnus scoparius</i>	(65)	1.1
H	<i>Festuca capillata</i>	(58)	+ .1
»	<i>Carex pilulifera</i>	(56)	
P	<i>Pinus sylvestris</i>	(23)	
T	<i>Erigeron canadensis</i>	21	
»	<i>Setaria viridis</i>	13	

plus 22 espèces de fréquence inférieure à 8 (9 monocarpiques, 8 H, 1 Ch, 4 P).

Polytrichum juniperinum est très petit, dispersé et stérile, mais répandu à peu près partout (fr. 81).

L'aspect de la végétation est tout de suite assez semblable à celui de la lande environnante : les Éricacées sont abondantes ; elles sont simplement beaucoup plus petites que dans le peuplement « naturel ». Les vides y sont également plus nombreux et un peu plus étendus, mais peuplés de thérophytes plus denses (phot. 16).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	P
SB	43	43	7	7 %
SC	22,5	37,5	29	11 %

On voit que, si les chaméphytes sont représentées par peu d'espèces (SB), leur importance est grande dans le peuplement (SC).

Origine des espèces.

Sept espèces vasculaires au moins étaient issues de semences en place (cf. p. 161) (non compris *Scabiosa columbaria* et *Senecio silvaticus*, disparus sans fleurir) ; il est à remarquer que certaines d'entre elles n'ont pas été vues dans la végétation actuelle de la lande : ce sont probablement des restes de stades antérieurs consécutifs aux incendies, 16 venaient directement de la lande voisine, à moins de 20 m, 5 des bords du chemin (40-50 m), 1 de la forêt (70-80 m), 3 des terrains dénudés près de la sous-station (100-150 m).

ANNÉE 1952.

La végétation est toujours basse, encore discontinue, mais dense aux endroits où dominent les Éricacées (surtout *Erica cinerea*) ; les vides sont souvent occupés par des annuelles, tandis que les Mousses sont devenues plus rares : *Polytrichum juniperinum*, clairsemé, n'atteint plus que la fréquence 31.

	Fr./84	
Ch <i>Erica cinerea</i>	(84)	2.3
» <i>Calluna vulgaris</i>	(83)	2.2
T <i>Filago minima</i>	72	2.2
H <i>Rumex Acetosella</i>	72	2.2
» <i>Agrostis alba</i>	70	1.1
P <i>Sarothamnus scoparius</i>	(70)	1.1
H <i>Carex pilulifera</i>	59	1.1
H <i>Molinia caerulea</i>	(55)	1.1
» <i>Festuca capillata</i>	(46)	1.1
P <i>Pinus silvestris</i>	23	
H <i>Danthonia decumbens</i>	22	
T <i>Aira præcox</i>	21	
» <i>Erigeron canadensis</i>	19	
H <i>Hypericum perforatum</i>	14	

plus 28 espèces de fréquence inférieure à 7 (13 monocarpiques, 9 H, 1 Ch, 5 P).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	P
SB	46	43	5,5	5,5 %
SC	18	49	23	10 %

Le spectre biologique a peu varié ; l'apparition de nouvelles hémicryptophytes et surtout l'extension des anciennes ont entraîné un recul relatif des chaméphytes et des annuelles.

Évolution.

a) espèces disparues :

Crepis setosa
Cr. virens

Rubus fruticosus
Setaria viridis

Les deux dernières ont été détruites par les Lapins ; il se peut que la concurrence des vivaces ait fait disparaître les *Crepis*.

b) en régression :

Les *Hypochaeris glabra* et *Polytrichum juniperinum* ont été sans doute concurrencées par les herbacées vivaces. *Luzula campestris* a été rongée par les Lapins.

c) en progression :

Trois (+) ont pu jouer un rôle dans le dynamisme du peuplement.

+ <i>Aira præcox</i>	<i>Poa annua</i>
+ <i>Danthonia decumbens</i>	<i>Prunus spinosa</i>
+ <i>Hypericum perforatum</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Pedicularis silvatica</i>	

d) nouvelles :

+ <i>Achillea Millefolium</i>	+ <i>Crepis taraxacifolia</i>
<i>Aira caryophyllea</i>	+ <i>Fragaria vesca</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Koeleria gracilis</i>
+ <i>Betula verrucosa</i>	<i>Minnuartia tenuifolia</i>
+ <i>Carpinus Betulus</i>	+ <i>Senecio vulgaris</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	+ <i>Stellaria media</i>

Beaucoup ont disparu l'année suivante (+) ; deux Graminées vivaces, *Agrostis alba* et *Molinia cærulea*, existaient très probablement l'année précédente ; elles sont apparues d'emblée avec une fréquence élevée, et quelques touffes d'*Agrostis* ont fleuri.

Crepis taraxacifolia, *Fragaria vesca*, *Senecio vulgaris* et *Stellaria media* n'étaient présents qu'à une distance d'un peu plus de 100 m, aux alentours de la sous-station. Les autres venaient du chemin ou de la lande, d'une distance inférieure à 40 m.

En octobre 1952, de nombreuses touffes de *Calluna* et d'*Erica* sont mortes, comme sur SNCF-C à la même date, ainsi que certains *Carex pilulifera*. Dans les vides ainsi élargis germaient de nombreuses annuelles : *Arenaria*, *Cerastium*, *Filago* et surtout *Aira* sp., très dense.

ANNÉE 1953.

Dès le printemps, les Éricacées avaient repris leur progression et en particulier *Erica* dont les larges colonies supplantaient la Callune. Parmi les annuelles observées en octobre, seul *Filago minima* se maintenait bien ; les autres avaient en grande partie disparu. Les Mousses sont bien visibles : *Polytrichum juniperinum* 1.2 (fr. 64) et *Ceratodon purpureus* (fr. 2). Les Graminées, quoique nombreuses, restent discrètes.

		Fr./84	
Ch	<i>Erica cinerea</i>	84	4.4
»	<i>Calluna vulgaris</i>	81	3.3
T	<i>Filago minima</i>	79	2.2
H	<i>Agrostis alba</i>	70	1.2
P	<i>Sarothamnus scoparius</i>	(55)	1.1
H	<i>Rumex Acetosella</i>	49	1.2
»	<i>Festuca capillata</i>	43	1.2
»	<i>Carex pilulifera</i>	39	1.2
T	<i>Aira præcox</i>	32	+ .2
H	<i>Molinia cærulea</i>	30	1.1
»	<i>Danthonia decumbens</i>	28	1.1
»	<i>Hypericum perforatum</i>	12	
P	<i>Pinus silvestris</i>	(11)	

plus 21 espèces de fréquence inférieure à 7 (12 monocarpiques, 6 H, 1 Ch, 2 P).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	P
SB	44	44	6	6 %
SC	22	41	27,5	9,5 %

Bien que les espèces de chaméphytes soient peu nombreuses, leur importance augmente dans le peuplement, qui prend de plus en plus l'aspect de la lande voisine.

Évolution.

a) espèces disparues :

Presque toutes étaient représentées par un ou deux individus et n'ont pas donné de semences :

Acer Pseudoplatanus
Achillea Millefolium
Betula verrucosa
Carpinus Betulus
Crepis taraxacifolia
Epilobium montanum
Fragaria vesca

Pedicularis silvatica
Polygala vulgaris
Senecio vulgaris
Sonchus oleraceus
Stellaria media
Trifolium arvense

b) en régression :

Carex pilulifera
Erigeron canadensis
Hypochaeris radicata
Molinia caerulea

Pinus silvestris
Poa annua
Prunus spinosa
Rumex Acetosella

Cinq espèces arborescentes ont disparu ou régressé ; parmi les herbacées vivaces, les espèces en régression étaient toutes de fréquence élevée en 1952 ; elles ont été fortement concurrencées par les Bruyères.

c) en progression :

Aira præcox
Arenaria serpyllifolia
Cerastium semidecandrum

Hypochaeris glabra
Luzula campestris
Rosa pimpinellifolia

Beaucoup sont des annuelles qui ont progressé à la faveur des vides subsistants ; leur taille et leur importance dans le peuplement sont faibles.

d) nouvelles :

Agrostis interrupta
Bromus mollis
 + *Cerastium cæspitosum*

Medicago minima
Mibora minima

sauf une (+), ce sont des annuelles isolées et disparues l'année suivante ; la première seule vient de plus de 40 m.

ANNÉE 1954.

Le peuplement a peu changé d'aspect : les nombreuses taches d'Ericacées, où domine la Bruyère cendrée, sont larges, denses, mais de faible hauteur. Les vides sont encore assez nombreux ; leur peuplement en annuelles est très clairsemé, sauf dans les parties remuées par les Lapins, et en bordure E, dans une région déprimée où s'accumulent les eaux météoriques. Partout, les thérophytes sont de très petite taille (1 à 4 cm). Les Mousses restent inchangées.

		Fr./84	
Ch	<i>Erica cinerea</i>	84	4.4
»	<i>Calluna vulgaris</i>	82	3.3
H	<i>Agrostis alba</i>	70	1.2
»	<i>Festuca capillata</i>	43	1.1
P	<i>Sarothamnus scoparius</i>	40	1.1

H	<i>Carex pilulifera</i>	35	1.2
»	<i>Molinia caerulea</i>	33	1.2
»	<i>Danthonia decumbens</i>	28	1.2
T	<i>Aira præcox</i>	11	

plus 22 espèces de fréquence égale ou inférieure à 8 (8 monocarpiques, 12 H, 1 Ch, 1 P).

Spectre biologique :

	T	H	Ch	P
SB	29	55	10	6 %
SC	8	49	34,5	8,5 %

Les annuelles ont nettement régressé, sans que la concurrence interviennne beaucoup : il reste de nombreux espaces vides ; les végétaux arborescents se maintiennent, tandis que les plantes basses vivaces accentuent leur progression.

Évolution.

a) espèces disparues :

<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Mibora minima</i>
<i>Aira caryophylla</i>	<i>Minuartia tenuifolia</i>
<i>Bromus mollis</i>	<i>Pinus silvestris</i>
<i>Medicago minima</i>	

Sauf la dernière, ce sont des annuelles dont la plupart étaient nouvellement arrivées et représentées par un unique individu.

b) en régression :

<i>Aira præcox</i>	<i>Rosa pimpinellifolia</i>
<i>Filago minima</i>	<i>Rumex Acetosella</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	

Ce sont en général des espèces de sables, qui, sauf *Rosa*, résistent mal à la concurrence ; la pauvreté en calcaire explique peut-être la régression de *Rosa pimpinellifolia*.

c) en progression : néant.

d) nouvelles :

<i>Carex ericetorum</i>	<i>Sagina procumbens</i>
<i>Genista pilosa</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Reseda lutea</i>	

Les trois dernières au moins paraissent avoir peu d'avenir ; elles viennent du chemin à 40-50 m ; les deux premières existent dans la lande voisine.

Caractères du peuplement LA.

La végétation de LA a évolué rapidement vers une lande rase à chaméphytes où les Éricacées dominent. Comme d'habitude, les annuelles du *Corynephorum* peuplent les vides. Mais la strate muscinale, d'ordinaire dense, est ici pauvre et clairsemée.

Espèces spéciales :

Les *Carex pilulifera*, *Sagina procumbens*, *Teucrium Scorodonia* et *Veronica officinalis*, observés seulement sur LA, sont des espèces « calci-

fuges » de bois clairs ou de landes sèches ; elles sont toutes répandues dans la végétation voisine ; leur vigueur est ici normale, mais leur fréquence faible. Les *Calluna* et *Erica* se retrouvent sur SNCF-D.

Les espèces suivantes ont disparu sans donner de descendance :

<i>Achillea Millefolium</i>	<i>Epilobium montanum</i>
<i>Agrostis interrupta</i>	<i>Fragaria vesca</i>
<i>Betula verrucosa</i>	<i>Medicago minima</i>
<i>Bromus mollis</i>	<i>Mibora minima</i>
<i>Carpinus Betulus</i>	<i>Pinus silvestris</i>
<i>Crepis setosa</i>	<i>Polygala vulgaris</i>
<i>Cr. taraxacifolia</i>	<i>Rubus fruticosus</i>
<i>Cr. virens</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Setaria viridis</i>	<i>Stellaria media</i>

A l'exception de *Setaria*, les espèces ci-dessus étaient représentées par des individus isolés ; beaucoup vivent normalement sur des sols de landes acides identiques à LA. En raison de la persistance des espaces vides, la concurrence n'explique pas toutes ces disparitions.

Origine des espèces :

59 % des espèces venaient de semences en place ou de la lande voisine, à moins de 20 m, 25 % des bords du chemin à 40-50 m, 16 % enfin des alentours de la sous-station et de la lisière de la forêt, à 100-150 m. Si nous considérons seulement les espèces qui se sont maintenues en 1954, nous en trouvons 78 % venues de la lande et 22 % du chemin ; aucune n'a franchi la voie ferrée.

Évolution.

A. Variations qualitatives (fig. 28, p. 159).

Aucune espèce n'a été suffisamment abondante, de façon temporaire, pour caractériser un stade du peuplement. Celui-ci a toujours conservé l'aspect d'une lande rase, simplement de plus en plus dense.

Première année.

Maximum de *Setaria viridis*, *Erigeron canadensis* et *Carex pilulifera* ont été plus fréquents les deux premières années. *Filago minima* et *Rumex Acetosella*, après un maximum initial peu accusé, ont conservé les années suivantes une fréquence élevée.

Deuxième année.

Maximum de *Molinia caerulea* et, moins accusé, de *Sarothamnus scoparius* et *Hypericum perforatum*.

Troisième année.

Expansion d'*Aira præcox*. *Danthonia decumbens* s'est maintenue ensuite.

Aucune de ces espèces ne caractérise un « stade » du peuplement.

B. Variations quantitatives :

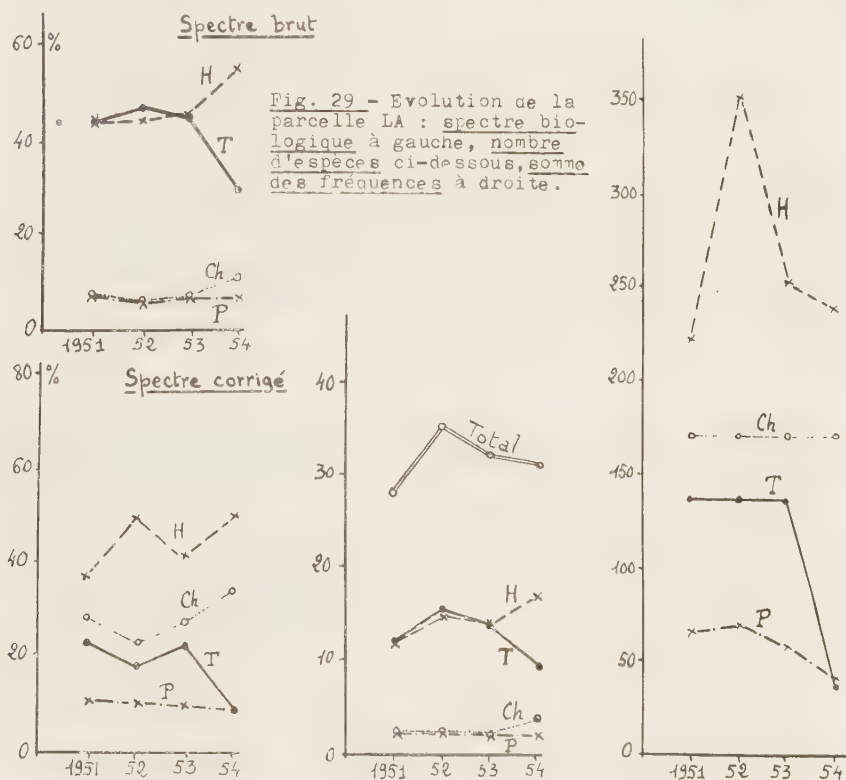
a) Coefficient de stabilité :

- 65,8 % entre 1951 et 52
- 67,5 % « 1952 et 53
- 70,3 % « 1953 et 54

Ces valeurs sont du même ordre que celles calculées pour LC.

b) Spectre biologique (fig. 29) :

SB reste à peu près invariable de 1951 à 53 ; ensuite, les annuelles régressent brutalement au profit des hémicryptophytes ; les chaméphytes progressent légèrement. La figure 29, au centre montre que les seules variations importantes portent sur le nombre des annuelles, dont la régression commence en réalité dès 1952.



SC confirme le recul final des annuelles, mais montre la progression relative des chaméphytes et leur importance que SB n'indiquait pas. Son étude doit être complétée par celle des variations de la somme des fréquences, qui montre qu'en réalité les hémicryptophytes ont perdu du terrain depuis 1952, tandis que les chaméphytes se maintiennent avec une constance remarquable.

c) Disparitions, espèces nouvelles (tabl. 26) :

Comme dans beaucoup d'autres peuplements, le nombre d'espèces disparues est assez élevé les dernières années et dépasse celui des espèces nouvelles. Cependant, ces nouvelles venues forment encore en 1953 et 1954 un contingent relativement important. Mais, des cinq espèces nouvelles en 1953, une seule subsistait en 1954 ; parmi celles de 1954,

deux sont des plantes de friches qui doivent normalement vite disparaître. C'est pourquoi la dernière valeur donnée tableau 26, ligne 4, est sans doute trop forte.

TABL. 26 - Nombre d'espèces :	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	3	8	6
2°-nouvelles	28	10	5	5
3°-de 1954 présentes chaque année	20	5	1	5
-idem %	64,5	16,1	3,2	16,1
4°-idem % compte tenu des fréq. (voir texte avant tabl. 8)	75,4	23,1	1,2	0,3

On remarquera (tabl. 26-4°) l'importance considérable des deux premières années du peuplement, compte tenu des fréquences.

Le tableau 27 comporte 10 espèces fugaces et 48 à développement normal : 24 monocarpiques (50,0 %), 19 hémicryptophytes (39,6 %), 3 chaméphytes (6,2 %) et 2 phanérophytes arbustives (4,2 %).

D. — TERRAIN F.

Ce terrain, de 9 m sur 10 environ, est situé dans une clairière, au milieu d'un pré-bois de Chêne pubescent. En réalité, la végétation de ce pré-bois est très altérée et peu caractéristique, car il s'agit d'un boisement secondaire, établi sur une ancienne friche.

Dans la clairière elle-même s'étend presque partout un tapis graminéen dense, où les espèces suivantes sont co-dominantes :

<i>Agrostis alba</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Festuca rubra</i>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Poa pratensis angustifolia</i>
<i>Carex contigua</i>	

Toutes sont mêlées, à l'exception du Brachypode qui forme des colonies massives où les autres graminéïdes sont rares ou absentes.

Les autres herbacées sont en général discrètes. Les seules auxquelles on puisse attribuer le coefficient 2.2 ou 1.2 sont les suivantes :

<i>Euphorbia Cyparissias</i>	<i>Muscari comosum</i>
<i>Galium verum</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Rumex Acetosa</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Teucrium Chamædryas</i>
<i>Luzula campestris</i>	<i>Vicia hirsuta</i>

tandis que de nombreuses autres sont irrégulièrement dispersées et souvent isolées :

<i>Allium oleraceum</i>	<i>Medicago Lupulina</i>
<i>Calamintha Clinopodium</i>	<i>Melandryum album</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Muscari racemosum</i>
<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>Galium silvestre</i>	<i>Rosa sp. pl.</i>
<i>Geranium columbinum</i>	<i>Senecio Jacobæa</i>
<i>Hippocrepis comosa</i>	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Vincetoxicum officinale</i>

TABL. 27 - Terrain LA		1951	1952	1953	1954
P	<i>Acer pseudo-Platanus</i>	(1)	(1)		
H	<i>Achillea millefolium</i>		(2)		
"	<i>Agrostis alba</i>	?	70	70	70
T	<i>A. interrupta</i>			1	
"	<i>Aira caryophyllaea</i>		3	3	
"	<i>A. praecox</i>	7	21	32	11
"	<i>Arenaria serpyllifolia</i>		1	3	3
P	<i>Betula</i> sp.		(1)		
T	<i>Bromus mollis</i>			1	
Ch	<i>Calluna vulgaris</i>	84	83	81	82
H	<i>Campanula rotundifolia</i>	1	1	1	1
"	<i>Carex ericetorum</i>			?	1
"	<i>Carex pilulifera</i>	56	59	39	35
P	<i>Carpinus Betulus</i>		(1)		
H	<i>Cerastium coespitosum</i>			1	1
T	<i>C. semidecandrum</i>		1	4	5
"	<i>Crepis setosa</i>	1			
"	<i>Cr. taraxacifolia</i>		1		
"	<i>Cr. virens</i>	2			
H	<i>Danthonia decumbens</i>	2	22	28	28
"	<i>Epilobium montanum</i>	1	1		
Ch	<i>Erica cinerea</i>	84	84	84	84
T	<i>Erigeron canadense</i>	21	19	2	2
H	<i>Festuca capillata</i>	58	46	43	43
T	<i>Filago minima</i>	82	72	79	8
H	<i>Fragaria vesca</i>		(1)		
Ch	<i>Genista pilosa</i>				1
H	<i>Hypericum perforatum</i>	7	14	12	8
T	<i>Hypochaeris glabra</i>	2	1	6	6
H2	<i>H. radicata</i>	1	2	1	1
H	<i>Koeleria gracilis</i>		1	1	1
"	<i>Luzula campestris</i>	2	1	2	2
T	<i>Medicago minima</i>			1	
"	<i>Mibora minima</i>			1	
"	<i>Minuartia tenuifolia</i>		1	1	
H	<i>Molinia caerulea</i>	?	55	30	33
T	<i>Pedicularis silvatica</i>	1	3		
P	<i>Pinus silvestris</i>	(23)	(23)	(11)	
T	<i>Poa annua</i>	1	2	1	1
H	<i>Polygala vulgaris</i>	1	1		
P	<i>Prunus spinosa</i>	(1)	(3)	(1)	
H	<i>Reseda lutea</i>				1
P	<i>Rosa pimpinellifolia</i>	1	1	2	1
"	<i>Rubus fruticosus</i>	(2)			
H	<i>Rumex Acetosella</i>	82	72	49	4
"	<i>Sagina procumbens</i>				1
P	<i>Sarothamnus scoparius</i>	65	70	55	40
H	<i>Senecio Jacobaea</i>	2	3	3	2
T	<i>S. vulgaris</i>		1		
"	<i>Setaria viridis</i>	13			
"	<i>Sonchus oleraceus</i>	1	2		
"	<i>Stellaria media</i>		1		
H	<i>Teucrium Scorodonia</i>	6	6	4	3
T	<i>Trifolium arvense</i>	1	1		
"	<i>Veronica arvensis</i>				2
H	<i>Veronica officinalis</i>	2	3	3	3
plus 1 indiv. stérile de <i>Senecio silvaticus</i> et <i>Scabiosa</i>					
<i>Columbaria</i> à l'automne 1950 .					

Plus loin, dans des peuplements de même structure, j'ai relevé les espèces suivantes, isolées ou par taches très localisées :

<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Cerastium arvense</i>
<i>Avena pubescens</i>	<i>Filipendula hexapetala</i>
<i>Briza media</i>	<i>Galium Mollugo</i>
<i>Bromus erectus</i>	<i>Odontites rubra</i>
<i>Bupleurum falcatum</i>	<i>Origanum vulgare</i>
<i>Calamagrostis epigeios</i>	<i>Pimpinella Saxifraga</i>
<i>Carex caryophyllea</i>	<i>Polygonatum odoratum</i>
<i>C. divulsa</i>	<i>Sanguisorba minor</i>
<i>C. ericetorum</i>	<i>Solidago Virga-aurea</i>
<i>Centaurea Jacea</i> s. l.	<i>Tragopogon pratense</i>

Pour ne pas allonger cette liste, je me suis limité aux espaces herbeux des clairières les plus proches.

Par endroits, la végétation est beaucoup plus clairsemée et toutes les espèces précédentes deviennent rares. On voit apparaître alors en abondance :

<i>Ajuga genevensis</i>	1.2	<i>Medicago minima</i>	2.2
<i>Arabidopsis Thaliana</i>	2.2	<i>Mibora minima</i>	1.1
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.1	<i>Myosotis collina</i>	1.1
<i>Bromus mollis</i>	1.2	<i>Phleum Bæhmeri</i>	1.1
<i>Br. tectorum</i>	+ .2	<i>Poa bulbosa</i>	1.1
<i>Calamintha Acinos</i>	1.1	<i>Potentilla verna</i>	3.3
<i>Cerastium semidecandrum</i>	1.2	<i>Rumex Acetosella</i>	2.2
<i>Erodium cicutarium</i>	1.1	<i>Saxifraga tridactylites</i>	1.1
<i>Erophila verna</i>	1.1	<i>Sedum album</i>	3.3
<i>Geranium molle</i>	+ .2	<i>S. rupestre</i>	+ .2
<i>Helianthemum nummularium</i>	3.3	<i>Thymus Serpyllum</i>	+ .2
<i>Hieracium Pilosella</i>	+ .2	<i>Verbascum Thapsus</i>	+ .2
<i>Kæleria gracilis</i>	1.1	<i>Vicia angustifolia</i>	1.1
<i>Linum catharticum</i>	1.1	<i>V. lathyroides</i>	2.2

Ces espèces sont le plus souvent en mosaïque de colonies intriquées : certaines Mousses forment également des plaques denses : entre autre *Pleurochæte squarrosa*, *Tortula ruraliformis* et de nombreuses *Pleurocarpes*.

D'autres phanérogames sont généralement isolées parmi les précédentes. La liste suivante est limitée aux environs immédiats du terrain F :

<i>Aira caryophyllea</i>	<i>Leontodon hispidus</i>
<i>A. præcox</i>	<i>Minuartia tenuifolia</i>
<i>Arabis sagittata</i>	<i>Myosotis versicolor</i>
<i>Brunella vulgaris</i>	<i>Oenothera biennis</i>
<i>Campanula rotundifolia</i>	<i>Ononis spinosa</i>
<i>Centaureum umbellatum</i>	<i>Ornithopus perpusillus</i>
<i>Cerastium pumilum</i>	<i>Potentilla argentea</i>
<i>Cirsium acaule</i>	<i>P. reptans</i>
<i>Corynephorus canescens</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>
<i>Erigeron acre</i>	<i>Sedum acre</i>
<i>Euphrasia stricta</i>	<i>S. elegans</i>
<i>Festuca duriuscula</i>	<i>Statice plantaginea</i>
<i>Fragaria vesca</i>	<i>Teucrium Botrys</i>
<i>Herniaria glabra</i>	<i>Trifolium arvense</i>
<i>Holcus mollis</i>	<i>Verbascum Lychnitis</i>
<i>Lactuca Scariola</i>	<i>Vulpia longisetia</i>

Le long de la route forestière voisine de la Faisanderie et sur le terre-plein contigu, de nombreuses espèces de friches sont visibles ; beaucoup

étant instables, je me contenterai d'indiquer celles qui sont apparues au cours de l'évolution de F :

<i>Alchimilla arvensis</i>	<i>Lamium</i> sp. pl.
<i>Anchusa arvensis</i>	<i>Malva rotundifolia</i>
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	<i>M. silvestris</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Onopordon Acanthium</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Polygonum dumetorum</i>
<i>Chenopodium polyspermum</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Crepis</i> sp. pl.	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Hypericum perforatum</i>	<i>V. hederæfolia</i>

Les arbres, peu nombreux et éloignés de 15 m au moins, sont surtout des Chênes pubescents. Ils sont accompagnés du cortège habituel des arbustes du pré-bois. Les plus proches du terrain étudié sont :

<i>Coryllus Avellana</i>	<i>Ligustrum vulgare</i>
<i>Cratægus monogyna</i>	+ <i>Prunus spinosa</i>
+ <i>Evonymus europæus</i>	+ <i>Ulmus campestris</i>

dont certains (+) indiquent un peuplement dégradé. Ça et là : *Sarothamnus scoparius*. Sous les buissons les plus denses apparaissent des plantes particulières, nitrophiles : *Anthriscus vulgaris*, *Galium Aparine*, *Urtica dioica*...

Toute cette végétation est un mélange d'espèces considérées comme calcicoles, calcifuges et indifférentes, ainsi qu'on l'observe fréquemment à Fontainebleau au fond des vallées sèches, sur éboulis d'origine géologique variée. On peut se rendre compte, par l'étude du sol superficiel de F, que le substrat est très hétérogène (cf. fig. 2 et 3, p. 14). La présence d'espèces de cultures et de friches indique d'autre part une végétation « non primitive ».

Le décapage a été effectué en juillet 1949. Fin septembre, de nombreuses vivaces ayant repoussé, un nouveau décapage fut fait : à cette date, la seule espèce fleurie était *Chenopodium polyspermum*. Le grand nombre de ses individus (fréquence 15) indique très probablement qu'il vient de semences « dormantes ». Il en est de même pour *Capsella Bursa-pastoris*, dont les nombreuses rosettes furent en partie détruites.

Les vivaces furent de nouveau détruites le plus complètement possible au début de novembre 1949 : *Capsella* était alors la seule fleurie. A la fin de décembre, l'état du peuplement F est le suivant :

1^o espèces fleuries : *Capsella Bursa-pastoris* et *Stellaria media*, toutes deux disséminées et rares.

Toutes les autres plantes sont à l'état de jeunes individus, dont parfois les feuilles cotylédonaire sont encore visibles.

2^o abondantes sur presque toute la surface :

<i>Arenaria serpyllifolia</i> (1)	<i>Geranium molle</i>
<i>Erodium cicutarium</i>	

3^o répandues partout, mais peu abondantes :

<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Verbascum Thapsus</i>
<i>Erophila verna</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Lamium purpureum</i>	

1. Rarement fleurie.

4° par taches très denses, mais en voie de germination, de sorte que l'abondance en est difficile à apprécier :

Arabidopsis Thaliana
Cerastium semidecandrum

Trifolium arvense
Tr. campestre

5° très disséminées, assez rares ou rares :

Ajuga genevensis
Euphorbia Cyparissias
Malva silvestris
Melandryum album
Myosotis collina

Potentilla verna
Rumex Acetosella
Taraxacum Dens-leonis
Vicia angustifolia
V. lathyroides

6° par taches, absentes sur la plus grande partie de F :

Anchusa arvensis (fr. 8)
Carduus nutans (fr. 6)

Galium verum (fr. 4)
Onopordion Acanthium (fr. 10)

7° vivaces qui ont subsisté, malgré les destructions successives :

Galium verum
Helianthemum nummularium

Teucrium Chamædrys

A l'exception de la dernière, ces plantes ont donné des germinations l'année suivante.

Beaucoup de ces espèces venaient très probablement de semences en place dans le sol, mais la plupart, sauf quelques annuelles de friches récentes, étaient communes au voisinage.

ANNÉE 1950.

La végétation est d'emblée très dense, mais la taille des plantes est en général plus réduite sur F que dans la pelouse voisine : effets de l'enlèvement de l'horizon superficiel et aussi du piétinement, inévitable au cours des relevés.

Parmi les vivaces, certaines provenaient probablement de rejets. Dans la liste suivante, le signe ? indique une fréquence difficile à apprécier, par suite d'une floraison incomplète.

		Fr./90	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	90	1.2
»	<i>Vicia lathyroides</i>	90	1.1
»	<i>Trifolium campestre</i>	70	3.2
»	<i>Tr. arvense</i>	68	1.2
H	<i>Agrostis alba</i>	? 60	2.3
T	<i>Vicia hirsuta</i>	59	1.1
»	<i>Erodium cicutarium</i>	53	2.2
»	<i>Geranium molle</i>	52	1.1
H	<i>Festuca rubra</i>	? 48	1.2
»	<i>Potentilla verna</i>	48	2.2
T	<i>Polygonum dumetorum</i>	45	+ 1
H	<i>Rumex Acetosella</i>	43	1.2
»	<i>Brachypodium pinnatum</i>	(40)	1.2
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	40	1.1
»	<i>Erophila verna</i>	39	+ 1
H	<i>Galium verum</i>	32	+ 1
Ch	<i>Sedum album</i>	32	1.2
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	(30)	
G	<i>Muscari comosum</i>	30	

Ch	<i>Helianthemum nummularium</i>	28	1.2
T	<i>Saxifraga tridactylites</i>	28	
»	<i>Veronica arvensis</i>	28	
H2	<i>Verbascum Thapsus</i>	27	
T	<i>Vicia angustifolia</i>	27	
»	<i>Medicago minima</i>	24	
»	<i>Erigeron canadensis</i>	20	
»	<i>Lamium purpureum</i>	20	
»	<i>Stellaria media</i>	20	
»	<i>Arabidopsis Thaliana</i>	16	
»	<i>Bromus mollis</i>	13	
H	<i>Hypericum perforatum</i>	13	
»	<i>Cerastium cæspitosum</i>	12	
G	<i>Ranunculus bulbosus</i>	12	
H	<i>Ajuga genevensis</i>	10	
T	<i>Onopordon Acanthium</i>	7	
Ch	<i>Teucrium Chamædrys</i>	(7)	
H	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	6	+ .2

plus 18 espèces de fréquence inférieure à 6 (10 T, 6 H, 1 G, 1 Ch).

Spectre biologique :

	T	H	G	Ch
SB	57,5	31,5	3,5	7,5 %
SC	65	26,5	3	5,5 %

Il n'existe aucun arbre ou arbrisseau. La proportion de plantes vivaces est élevée ; la présence de semences nombreuses dans le sol, appartenant à des plantes de tous les types biologiques, explique la ressemblance entre le spectre brut et le spectre corrigé.

Capsella Bursa-pastoris et *Chenopodium polyspermum* ont totalement disparu.

Parmi les espèces du peuplement 1950, la plupart étaient disséminées à peu près sur toute la parcelle : simplement, leurs individus (ou leurs groupes) étaient plus ou moins espacés. Quelques plantes cependant ont eu d'emblée une répartition irrégulière, suffisamment nette pour pouvoir être reportée sur un plan. Ce sont :

<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Helianthemum nummularium</i>
<i>Arabis sagittata</i>	<i>Muscari comosum</i>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Onopordon Acanthium</i>
<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Rumex Acetosella</i>

mais la comparaison entre les plans obtenus et les figures 2 et 3 (p. 14) n'a pas permis de mettre en évidence de rapports nets entre la présence de ces espèces et les propriétés du sol où elles avaient germé.

Cependant, *Rumex Acetosella* est absent quand la teneur du sol superficiel dépasse 0,5 % de CO₃Ca, et n'est abondant que pour des teneurs cinq fois moindres. Mais on trouve cette plante aux pH les plus élevés, et elle manque en de nombreux points à teneur en calcaire faible ou nulle. *Muscari* est absent aux pH inférieurs à 7, mais existe sur sol complètement décalcifié. *Medicago minima* a la même répartition en fonction du pH, mais manque à moins de 0,2 % de CO₃Ca. A la limite, ces trois espèces peuvent se trouver ensemble.

Le peuplement 1950 n'est pas une association, mais un complexe où l'on peut reconnaître :

a) des plantes de cultures sarclées ou de moissons (annuelles) :

<i>Anchusa arvensis</i>	<i>Myosotis collina</i>
<i>Alchemilla arvensis</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Arabidopsis Thaliana</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>V. hederefolia</i>
<i>Lamium purpureum</i>	

b) des plantes de friches (en majorité annuelles ou bisannuelles) :

<i>(Allium oleraceum)</i>	<i>Medicago Lupulina</i>
<i>Bromus mollis</i>	<i>Minuartia tenuifolia</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Muscari comosum</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Onopordon Acanthium</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Sedum album</i>
<i>Lactuca Scariola</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>(Hypericum perforatum)</i>	<i>Verbascum Thapsus</i>
<i>Malva silvestris</i>	<i>Vicia hirsuta</i>

c) des espèces calciphiles de pelouses xérophiles (surtout vivaces) :

<i>(Ajuga genevensis) (1)</i>	<i>Medicago minima</i>
<i>Arabis sagittata</i>	<i>Potentilla verna</i>
<i>(Brachypodium pinnatum)</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
<i>Erophila verna</i>	<i>Sedum acre</i>
<i>(Euphorbia Cyparissias)</i>	<i>(Teucrium Chamædrys)</i>
<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>(Vincetoxicum officinale)</i>

d) des plantes de sables neutres ou plus ou moins acides (en majorité annuelles) :

<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Rumex Acetosella</i>
<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Trifolium arvense</i>
<i>Polygonum dumetorum</i>	<i>Vicia lathyroides</i>

e) enfin des plantes de prairies mésophiles (surtout hémicryptophytes) :

<i>Agrostis alba</i>	<i>(Galium verum)</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>(Melandryum album)</i>
<i>(Carex contigua)</i>	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>
<i>Festuca rubra</i>	<i>Vicia angustifolia</i>

Cette classification n'est pas absolue, certaines espèces pouvant rentrer dans plusieurs des catégories précédentes.

ANNÉE 1951.

L'hiver 1950-51, peu rigoureux, a permis la germination de nombreuses annuelles, dont les semis sont parfois très denses (par exemple, ceux de *Trifolium campestre* et *T. arvense*). En été, le peuplement est encore plus serré que celui de l'année précédente, mais il apparaît une différence, peu sensible jusqu'ici, entre les divers points du terrain F. En première analyse, les parties à pH élevé ont une végétation rase et encore séparée par quelques vides, tandis qu'ailleurs le peuplement est très dense et de taille plus élevée (tout en restant moins haut que la strate herbacée voisine).

1. Entre parenthèses : espèces non fleuries.

		Fr./90	
T	<i>Erigeron canadensis</i>	90	1.2
H	<i>Potentilla verna</i>	89	3.2
»	<i>Agrostis alba</i>	88	3.3
T	<i>Trifolium arvense</i>	88	2.2
»	<i>Tr. campestre</i>	85	2.2
»	<i>Geranium molle</i>	84	1.1
»	<i>Erodium cicutarium</i>	80	2.2
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	76	1.2
H	<i>Rumex Acetosella</i>	76	2.2
»	<i>Hypericum perforatum</i>	74	1.1
Ch	<i>Sedum album</i>	68	2.2
H	<i>Festuca rubra</i>	65	2.2
T	<i>Saxifraga tridactylites</i>	59	1.1
»	<i>Veronica arvensis</i>	59	+ .1
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	58	1.1
T	<i>Myosotis collina</i>	58	1.1
H2	<i>Verbascum Thapsus</i>	58	1.1
Ch	<i>Helianthemum nummularium</i>	56	2.2
T	<i>Vicia lathyroides</i>	56	+ .1
»	<i>Erophila verna</i>	55	1.1
H	<i>Ajuga genevensis</i>	52	1.1
»	<i>Brachypodium pinnatum</i>	45	1.2
»	<i>Galium verum</i>	43	+ .1
G	<i>Muscari comosum</i>	38	+ .1
T	<i>Arabidopsis Thaliana</i>	31	1.1
»	<i>Medicago minima</i>	29	1.2
H	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	25	1.2
Ch	<i>Teucrium Chamædrys</i>	24	
T	<i>Vicia hirsuta</i>	23	
»	<i>Crepis virens</i>	22	
G	<i>Ranunculus bulbosus</i>	13	
T	<i>Lamium purpureum</i>	11	
H	<i>Luzula vulgaris</i>	10	

plus 37 espèces de fréquence inférieure à 9 (14 monocarpiques, 16 H, 1 G, 3 Ch, 3 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	Ch
SB	47,7	41,5	3,1	7,7 %
SC	53,2	35,6	2,7	8,4 %

Répartition des espèces en fonction du sol :

La végétation de F en 1951 ayant été prise comme exemple d'application des méthodes statistiques dans la recherche des anomalies de répartition en fonction du pH et de la calcimétrie, je résumerai ci-dessous les résultats dont le détail a été donné p. 29 et suiv. Le tableau 28 permet de reconnaître :

1° des espèces réparties aux points de pH $> 7,5$ et $\text{CO}_3\text{Ca} \text{ } \% > 0,2$:

<i>Euphorbia Cyparissias</i>	<i>Medicago minima</i>
<i>Festuca rubra</i>	<i>Muscari comosum</i>
<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>

2° une espèce de pH moyen (7,5 à 7,0) :

Hypericum perforatum

3^o des espèces de pH moyen et de calcimétrie 0,2-0,5 % :

Arabidopsis Thaliana
Erophila verna

Myosotis collina
Veronica arvensis

toutes annuelles psammophiles.

4^o une espèce de sol acide et alcalique :

Rumex Acetosella

TABL. 28 - Influences édaphiques (F - 1951) <u>Interprétation des signes</u> : voir Tabl. 5	I		II		III	
	pH	CO ₂ Ca	pH	CO ₂ Ca	pH	CO ₂ Ca
	> 7,5	> 0,2 %	7,5 -7,0	0,2 -0,05 %	< 7,0	0
<i>Medicago minima</i>						
<i>Muscari comosum</i>						
<i>Helianthemum nummular.</i>						
<i>Festuca rubra</i>						
<i>Euphorbia Cyparissias</i>						
<i>Saxifraga tridactyl.</i>						
<i>Ajuga genevensis</i>						
<i>Erodium Cicutarium</i>						
<i>Ranunculus bulbosus</i>						
<i>Brachypodium pinnatum</i>						
<i>Galium verum</i>						
<i>Hypericum perforatum</i>						
<i>Veronica arvensis</i>						
<i>Myosotis collina</i>						
<i>Arabidopsis Thaliana</i>						
<i>Erophila verna</i>						
<i>Luzula campestris</i>						
<i>Vicia hirsuta</i>						
<i>Geranium molle</i>						
<i>Vicia lathyroides</i>						
<i>Cerastium semidecand.</i>						
<i>Teucrium Chamædrys</i>						
<i>Rumex Acetosella</i>						
<i>Crepis virens</i>						
<i>Anthoxanthum odoratum</i>						
<i>Sedum acre</i>						
<i>Verbascum Thapsus</i>						

D'autres plantes ont une répartition moins irrégulière et leurs anomalies de distribution doivent être confirmées les années suivantes pour être prises en considération.

Il importe de souligner encore ici que nous nous bornons à mettre en évidence le parallélisme entre la répartition des facteurs édaphiques et celle de certaines espèces ; nous ne pouvons cependant en déduire que les propriétés du sol sont la cause directe de la distribution des plantes citées ici.

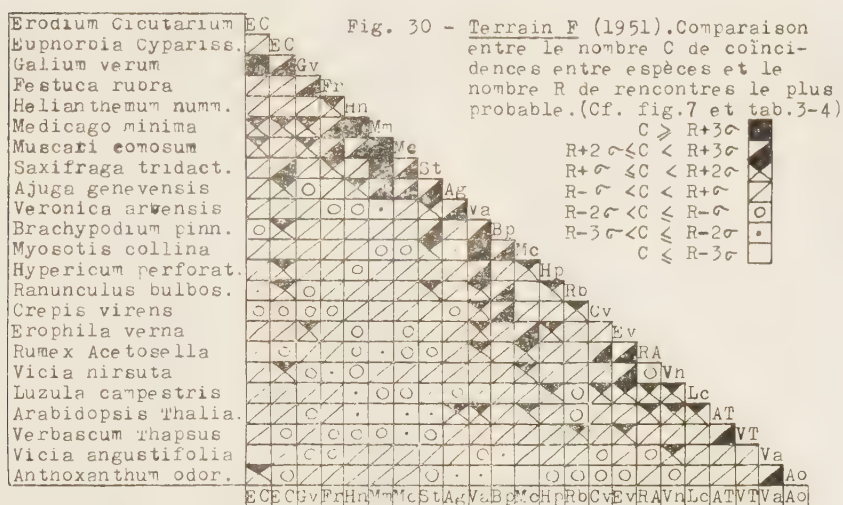
Groupements élémentaires :

La méthode indiquée p. 34-35 permet de séparer les groupements suivants (fig. 30 et tabl. 29) :

1) Un groupement à *Festuca rubra*-*Helianthemum nummularium*-*Medicago minima*-*Muscari comosum* (groupement A) ; *Galium verum* et *Erodium cicutarium* y sont nettement plus répandus ; les annuelles

des autres groupements y sont rares. Il est complet aux pH élevés (deux valeurs seulement inférieures à 7,45) et pour une teneur en carbonates rarement inférieure à 0,15 %.

2) Un groupement à *Brachypodium pinnatum*-*Hypericum perforatum*-*Myosotis collina*-*Veronica arvensis* où manquent la Flouve et souvent l'Hélianthème ; *Ranunculus bulbosus* s'y trouve de préférence. Ce groupement B renferme en commun avec A : *Euphorbia Cyparissias*, *Ajuga genevensis* et *Saxifraga tridactylites*. Presque toujours la calcimétrie est inférieure à 0,4 % ; le pH est souvent compris entre 7,5 et 7,0.



A et B peuvent s'intriquer ; B est seul pour les pH inférieurs à 7,4 et moins de 0,1 % de CO_3Ca . Alors apparaissent, en revanche, d'autres espèces (groupement C).

3) Groupement à *Arabidopsis Thaliana*-*Crepis virens*-*Erophila verna*-*Verbascum Thapsus* (gr. C) ; il n'est pas vraiment autonome, mais s'ajoute à B quand les espèces de A sont absentes.

4) Groupement à *Anthoxanthum-Helianthemum* (D), pauvre en espèces ; *Rumex Acetosella* existe comme en B et C ; le pH est souvent bas et la teneur en calcaire faible ou nulle.

Évolution.

a) espèces disparues :

Toutes sont des annuelles, représentées par un ou deux individus, à l'exception de la première :

Anchusa arvensis
Lactuca Scariola
Lamium amplexicaule

Malva silvestris
Senecio vulgaris
Veronica hederæfolia

b) en régression :

Ce sont des espèces de friches, annuelles (sauf +):

<i>Alchimilla arvensis</i>	<i>Onopordon Acanthium</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Polygonum dumetorum</i>
<i>Bromus mollis</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Vicia angustifolia</i>
+ <i>Cerastium caespitosum</i>	<i>V. hirsuta</i>
<i>Erodium Cicutarium</i>	<i>V. lathyroides</i>
<i>Lamium purpureum</i>	

Plusieurs sont des psammophiles que l'on retrouve dans les *Corynephoreta* de Fontainebleau.

c) en progression :

Les annuelles de cette liste sont en général à floraison vernale ; elles ont précédé la progression des vivaces, qui, plus nombreuses, sont des plantes de prairies sèches.

<i>Agrostis alba</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
<i>Ajuga genevensis</i>	<i>Myosotis collina</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Potentilla verna</i>
<i>Arabidopsis Thaliana</i>	<i>Rumex Acetosella</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Sedum acre</i>
<i>Erodium cicutarium</i>	<i>S. album</i>
<i>Erophila verna</i>	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	<i>Teucrium Chamædrys</i>
<i>Festuca rubra</i>	<i>Trifolium arvense</i>
<i>Galium verum</i>	<i>Verbascum Thapsus</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>Vincetoxicum officinale</i>

d) nouvelles :

+ <i>Aira præcox</i>	<i>Mibora minima</i>
<i>Calamintha Acinos</i>	— <i>Pinus silvestris</i>
+ <i>C. Clinopodium</i>	<i>Poa bulbosa</i>
+ <i>Cerastium pumilum</i>	<i>Potentilla argentea</i>
<i>Crepis setosa</i>	— <i>Quercus lanuginosa</i>
<i>C. virens</i> (1)	<i>Rumex Acetosa</i>
+ <i>Fragaria vesca</i>	+ <i>Sedum rupestre</i>
<i>Herniaria glabra</i>	+ <i>Thymus Serpyllum</i>
<i>Koeleria gracilis</i>	+ <i>Ulmus campestris</i>
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Vulpis longiseta</i>
<i>Luzula vulgaris</i>	

Plusieurs de ces plantes (+) ont disparu l'année suivante et parmi les autres, les germinations d'arbres (—) n'ont pas réussi à se maintenir plus de deux ans. Les nouvelles venues sont surtout vivaces. Toutes existaient à proximité de F, mais beaucoup ont pu venir de semences en place.

ANNÉE 1952.

L'aspect du peuplement a subi peu de changements : pelouse assez dense, avec des vides de faible importance, plus nombreux et plus étendus dans les parties à pH élevé. Cependant, ces vides sont peuplés de façon différente : en 1951, les annuelles y étaient nombreuses et de dimensions

normales, tandis que les Mousses y étaient rares, à l'exception de *Bryum argenteum*. Maintenant, les Bryophytes se sont beaucoup étendus et la plupart des annuelles sont peu visibles, clairsemées, souvent réduites à des individus nains et uniflores déjà signalés par ailleurs (cf. terrains C, A...).

		Fr./90	
H	<i>Potentilla verna</i>	90	3.3
»	<i>Hypericum perforatum</i>	78	1.1
T	<i>Trifolium campestre</i>	77	1.1
H	<i>Festuca rubra</i>	72	2.3
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	69	1.1
»	<i>Agrostis alba</i>	66	1.3
»	<i>Rumex Acetosella</i>	63	2.2
Ch	<i>Sedum album</i>	58	2.2
T	<i>Trifolium arvense</i>	57	1.1
Ch	<i>Helianthemum nummularium</i>	55	2.2
H	<i>Galium verum</i>	46	1.1
»	<i>Brachypodium pinnatum</i>	45	1.2
G	<i>Poa pratensis</i>	40	1.1
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	36	
»	<i>Crepis virens</i>	33	
H	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	30	1.3
G	<i>Muscari comosum</i>	30	1.1
T	<i>Erophila verna</i>	26	
»	<i>Vicia lathyroides</i>	26	
H	<i>Ajuga genevensis</i>	24	1.1
»	<i>Cerastium cæspitosum</i>	23	
»	<i>Luzula vulgaris</i>	21	
T	<i>Medicago minima</i>	21	
»	<i>Bromus mollis</i>	18	
G	<i>Ranunculus bulbosus</i>	18	
T	<i>Crepis setosa</i>	16	
»	<i>Vicia angustifolia</i>	12	
H	<i>Kæleria gracilis</i>	12	
Ch	<i>Teucrium Chamædrys</i>	12	

plus 33 espèces à fréquence égale ou inférieure à 9 (15 monocarpiques, 13 H, 2 Ch, 3 P).

Spectre biologique :

	T	H	G	Ch
SB	44,1	42,4	5,1	8,4 %
SC	30,4	52,5	6,9	10,2 %

Le spectre corrigé exprime bien l'importance prise par les vivaces qui forment maintenant l'essentiel du peuplement ; mais SB montre que la proportion du nombre d'espèces de chaque type biologique a relativement peu varié.

Répartition des espèces en fonction du sol.

Le tableau 30, établi de la même façon que le tableau 28, permet de reconnaître :

1° des espèces plus fréquentes pour pH > 7,5 et CO₃Ca % > 0,2 :

<i>Erodium Cicutarium</i>	<i>Helianthemum nummularium</i>
+ <i>Euphorbia Cyparissias</i>	<i>Medicago minima</i>
<i>Kæleria gracilis</i>	<i>Muscari comosum</i>

L'une (+) est moins liée aux pH élevés ; elle est simplement plus rare aux pH < 7,0.

- 2° une espèce de pH moyen *Festuca rubra*.
- 3° une espèce rare pour plus de 0,2 % de CO₃Ca : *Vicia angustifolia*.
- 4° deux espèces de pH moyen et de calcimétrie comprise entre 0,2 et 0,05 % : *Crepis setosa* et *Trifolium arvense*.
- 5° une espèce très rare à pH > 7,5 et pour CO₃Ca > 0,2 % : *Rumex Acetosella*.
- 6° *Cerastium caespitosum* a sensiblement la même répartition, mais avec une préférence plus marquée pour les pH < 7,0.

TABL. 30 - Influences édaphiques (F - 1952) <u>Interprétation des</u> <u>signes</u> : voir Tabl. 5	I		II		III	
	pH	CO ₃ Ca	pH	CO ₃ Ca	pH	CO ₃ Ca
	> 7,5	> 0,2 %	7,5 -7,0	0,2 -0,05 %	< 7,0	0
<i>Medicago minima</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Helianthemum nummul.</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Muscari comosum</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Koeleria gracilis</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Erodium Cicutarium</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Ajuga genevensis</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Galium verum</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Trifolium campestre</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Ranunculus bulbosus</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Festuca rubra</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Poa angustifolia</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Teucrium Chamaedrys</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Trifolium arvense</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Crepis setosa</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Vicia angustifolia</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Cerastium semidecand.</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Brachypodium pinnatum</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Luzula vulgaris camp.</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Vicia lathyroides</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Hypericum perforatum</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Myosotis collina</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Rumex Acetosella</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Cerastium coespitosum</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Erophila verna</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Crepis virens</i>	■	■	○	○	○	○

Remarquons tout de suite que la répartition de certaines espèces en fonction de la calcimétrie ou du pH a pu varier depuis 1951 (cas de *Festuca rubra* par exemple). Ces variations seront étudiées dans leur ensemble au chapitre V-E.

Groupements élémentaires.

On peut distinguer (cf. p. 34, fig. 9 et tabl. 6, p. 35) des groupements plus nombreux et moins intriqués qu'en 1951 (cf. p. 178). On retrouve :

- Le groupement A : *Medicago minima*-*Muscari*-*Helianthemum* (—2, p. 35).
- Le groupement B : *Brachypodium*-*Ranunculus bulbosus* avec absence d'*Anthoxanthum* et *Helianthemum* (—5, p. 35).

— Le groupement D : *Anthoxanthum-Rumex Acetosella*, pauvre en espèces (—1, p. 35), sur sol acalcique ou faiblement calcarifère.

— De nombreuses annuelles, correspondant au groupe C de 1951, sont ici réparties en deux ensembles (—3 et —4, p. 35), moins nettement liés au groupe B.

La comparaison des tableaux 29 et 6 (p. 35) permet donc de constater que les groupements élémentaires sont devenus plus nombreux et plus distincts.

Évolution.

a) espèces disparues :

Seul *Lamium purpureum* était représenté en 1951 par de nombreux individus ; toutes les autres étaient isolées et plusieurs n'ont pas fleuri (—) :

<i>Aira præcox</i>	<i>Minuartia tenuifolia</i>
<i>Alchimilla arvensis</i>	<i>Onopordon Acanthium</i>
<i>Calamintha Clinopodium</i>	<i>Polygonum dumetorum</i>
<i>Cerastium pumilum</i>	<i>Sedum rupestre</i>
+ <i>Allium cf. oleraceum</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Fragaria vesca</i>	+ <i>Thymus Serpyllum</i>
<i>Mibora minima</i>	+ <i>Ulmus campestris</i>

A côté d'annuelles de stades initiaux, cette liste comporte plusieurs vivaces qui semblaient pourtant adaptées aux conditions édaphiques du terrain F.

b) en régression :

Beaucoup sont des annuelles dont la fréquence a fortement diminué et qui subsistent en général sous forme naine et pauciflore :

<i>Arabidopsis Thaliana</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Cerastium semidecandrum</i>	<i>Trifolium arvense</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Verbascum Thapsus</i>
<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Erophila verna</i>	<i>Vicia hirsuta</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>V. lathyroides</i>
<i>Herniaria glabra</i>	<i>Vulpia longiseta</i>
<i>Myosotis collina</i>	

Il faut y ajouter des espèces vivaces représentées en 1951 par un très petit nombre d'individus (5 au maximum) et de faible pouvoir dynamique :

<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Quercus</i> sp.
<i>Melandryum album</i>	<i>Rumex Acetosa</i>
<i>Potentilla argentea</i>	<i>Vincetoxicum officinale</i>

Enfin trois autres herbacées vivaces sont en régression : *Ajuga genevensis*, *Sedum acre* et *Teucrium Chamædrys*. Ce fait paraît plus difficile à expliquer ; cependant, les deux premières se cantonnent de préférence sur les espaces dénudés et semblent craindre la concurrence. Les individus subsistant des trois espèces ont d'ailleurs une vigueur accrue par rapport à 1951.

c) en progression :

A l'exception de cinq annuelles de friches (+), ce sont des vivaces de prés secs :

+ <i>Arenaria serpyllifolia</i>	+ <i>Crepis virens</i>
+ <i>Bromus mollis</i>	<i>Kæleria gracilis</i>
<i>Calamintha Acinos</i>	<i>Luzula vulgaris</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
+ <i>Crepis setosa</i>	+ <i>Vicia angustifolia</i>

Le nombre de germinations de Pins a augmenté, mais toutes avaient disparu à la fin de l'automne.

d) nouvelles :

Centaurium umbellatum

Crepis taraxacifolia

Evonymus europæus

Hippocrepis comosa

Phleum Bæhmeri

Poa pratensis

Senecio Jacobæa

Toutes existent au voisinage immédiat du terrain en repeuplement. *Poa pratensis* n'avait pas encore été vu ; cependant, il apparaît d'emblée avec une fréquence telle qu'on doit penser à son existence antérieure. C'est probablement une « espèce en place » dont le rhizome profond a pu résister au décapage et qui est apparue les premières années sous forme stérile, non déterminable.

ANNÉE 1953.

La physionomie de la végétation est inchangée. C'est un pré sec d'aspect varié : laches denses de Graminées vivaces formant un gazon de 20-30 cm de hauteur, plus ras aux emplacements où dominent les Hélianthèmes et *Medicago minima*.

		Fr./90	
H	<i>Potentilla verna</i>	87	3.3
T	<i>Trifolium campestre</i>	86	1.1
H	<i>Agrostis alba</i>	85	3.3
T	<i>Erodium cicutarium</i>	82	1.1
H	<i>Festuca rubra</i>	67	2.2
Ch	<i>Sedum album</i>	64	2.2
»	<i>Helianthemum nummularium</i>	63	2.2
T	<i>Trifolium arvense</i>	61	+ .1
H	<i>Hypericum perforatum</i>	55	1.1
T	<i>Vicia hirsuta</i>	51	1.2
»	<i>Medicago minima</i>	49	1.1
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	44	2.2
»	<i>Galium verum</i>	44	1.1
T	<i>Geranium molle</i>	44	
»	<i>Bromus mollis</i>	35	
»	<i>Cerastium semidecandrum</i>	35	
H	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	34	
T	<i>Vicia lathyroides</i>	34	
G	<i>Muscari comosum</i>	28	
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	26	
»	<i>Vicia angustifolia</i>	22	
G	<i>Poa angustifolia</i>	15	
H	<i>P. bulbosa</i>	14	
»	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	11	
»	<i>Rumex Acetosella</i>	10	

plus 32 espèces de fréquence égale ou inférieure à 9 (10 monocarpiques, 14 H, 2 G, 3 Ch, 3 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	Ch	P
SB	40,0	41,8	7,3	9,1	1,8 %
SC	45,1	39,5	4,0	11,2	0,1 %

Le nombre d'espèces annuelles a diminué, d'où un recul de ces plantes en SB. Cependant, la fréquence de beaucoup d'entre elles a fortement

augmenté, ce qui entraîne leur progression en SC. En fait, cette expansion est sans influence sur la physionomie du peuplement, où les herbacées vivaces conservent la prépondérance : en effet, presque toutes les thérophytes se présentent maintenant sous forme d'individus nains, quoique innombrables.

TABL. 31 - Influences édaphiques (F - 1953) Interprétation des signes : voir Tabl. 5	I		II		III	
	pH > 7,5	CO ₃ Ca > 0,2 %	pH 7,5 -7,0	CO ₃ Ca 0,2 -0,05 %	pH < 7,0	CO ₃ Ca 0
<i>Medicago minima</i>						
<i>Muscari comosum</i>						
<i>Helianthemum nummul.</i>						
<i>Festuca rubra</i>						
<i>Koeleria gracilis</i>						
<i>Euphorbia Cyparissias</i>						
<i>Sedum album</i>						
<i>Hypericum perforatum</i>						
<i>Poa angustifolia</i>						
<i>Cerastium semidecand.</i>						
<i>Brachypodium pinnatum</i>						
<i>Panunculus bulbosus</i>						
<i>Vicia lathyroides</i>						
<i>Arenaria serpyllifol.</i>						
<i>Rumex Acetosella</i>						
<i>Geranium molle</i>						
<i>Anthoxanthum odoratum</i>						
<i>Trifolium arvense</i>						
<i>Teucrium Chamædrys</i>						
<i>Crepis virens</i>						
<i>Vicia hirsuta</i>						

Répartition des espèces en fonction du sol.

Le tableau 31 (cf. tabl. 28 et 30) permet de distinguer :

1^o espèces plus fréquentes pour pH > 7,5 et CO₃Ca > 0,2 % :

Festuca rubra

Helianthemum nummularium

Koeleria gracilis

Medicago minima

Muscari comosum

2^o espèce de pH moyen (7,5-7,0), indifférente à la teneur en CO₃Ca :
Hypericum perforatum.

3^o pH moyen et CO₃Ca % entre 0,05 et 0,2 : *Poa angustifolia*.

4^o pH < 7,0 et sol acalque :

Anthoxanthum odoratum

Geranium molle

Trifolium arvense

Groupements élémentaires (tabl. 32 et fig. 31) :

1) Comme les années précédentes, un groupement (A) à *Medicago minima*-*Muscari comosum*-*Helianthemum nummularium* est nettement individualisé. Comme en 1951, *Galium verum* et *Erodium Cicutarium* y sont plus fréquents. *Euphorbia Cyparissias* et *Koeleria gracilis* y sont à peu près localisés. Les autres espèces sont rares, sauf quelques plantes des deux groupes suivants et *Bromus mollis*. Sauf très rares exceptions, le pH dépasse 7,5 et la calcimétrie est supérieure à 0,1.

2) Un petit groupement à *Poa bulbosa* et *Vicia hirsuta* accompagne parfois le précédent et le suivant ; *Erodium* et *Sedum album* y sont rares.

3) Le groupement B à *Brachypodium pinnatum*-*Hypericum perforatum* *Cerastium semidecandrum*, où manquent *Anthoxanthum* et *Bromus mollis*, de pH généralement 7,0-7,5, de calcimétrie faible, nulle quand les plantes du groupement suivant apparaissent.

4) Un petit groupement à *Poa angustifolia*-*Rumex Acetosella* renferme des plantes des gr. 1 et 2 ; pH un peu plus bas : 6,6-7,5 ; calcimétrie : 0 à 0,15.

5) Un groupe d'annuelles renferme *Vicia lathyroides*, *Arenaria serpyllifolia*, *Trifolium arvense* et *Geranium molle*, les deux dernières participant au groupement suivant. Les plantes du premier groupe y sont rares. PH et calcimétrie du groupe précédent.

6) Un dernier groupe est également de calcimétrie faible, mais de pH très variable, parfois élevé. Également caractérisé par des annuelles *Bromus mollis* et *Vicia angustifolia*, on peut y retrouver l'Hélianthème ; c'est alors qu'apparaît *Anthoxanthum odoratum*. *Festuca rubra* et *Sedum album* sont ici très clairsemés ou absents.

Évolution.

a) espèces disparues :

Ce sont des annuelles de friches récentes et quelques vivaces de faible dynamisme (+). Les germinations d'essences forestières ont été définitivement éliminées ; leur croissance avait été à peu près nulle.

Carduus nutans
Centaureum umbellatum
 + *Cerastium caespitosum*
Crepis setosa
Cr. taraxacifolia
Erigeron canadensis

Herniaria glabra
Myosotis collina
Pinus silvestris
 + *Potentilla argentea*
Quercus lanuginosa
Rumex Acetosella

b) en régression :

Ce sont en majorité des vivaces ; plusieurs étaient en grande partie détruites par les Lapins, que la clôture n'empêche pas totalement de pénétrer.

Ajuga genevensis
Anthoxanthum odoratum
Calamintha Acinos
Crepis virens
Erophila verna
Euphorbia Cyparissias
Hypericum perforatum
Kaëleria gracilis
Lotus corniculatus

Luzula vulgaris
Poa angustifolia
Phleum Bæhmeri
Ranunculus bulbosus
Rumex Acetosella
Sedum acre
Senecio Jacobæa
Teucrium Chamædrys
Verbascum Thapsus

c) en progression :

Presque toutes avaient nettement régressé en 1952 (=) ou même dès 1951 (×) ; beaucoup sont des annuelles qui restent malgré tout peu visibles.

= *Agrostis alba*
 = *Arabidopsis Thaliana*
 × *Arenaria serpyllifolia*
 × *Bromus mollis*
Erodium cicutarium
 = *Geranium molle*

= *Melandryum album*
 = *Medicago minima*
Poa bulbosa
 × *Vicia angustifolia*
 × = *V. hirsuta*

d) nouvelles :

Ce sont toutes des vivaces à dynamisme faible, localisées aux points de végétation clairsemée.

Convolvulus arvensis

Rosa sp.

Festuca duriuscula

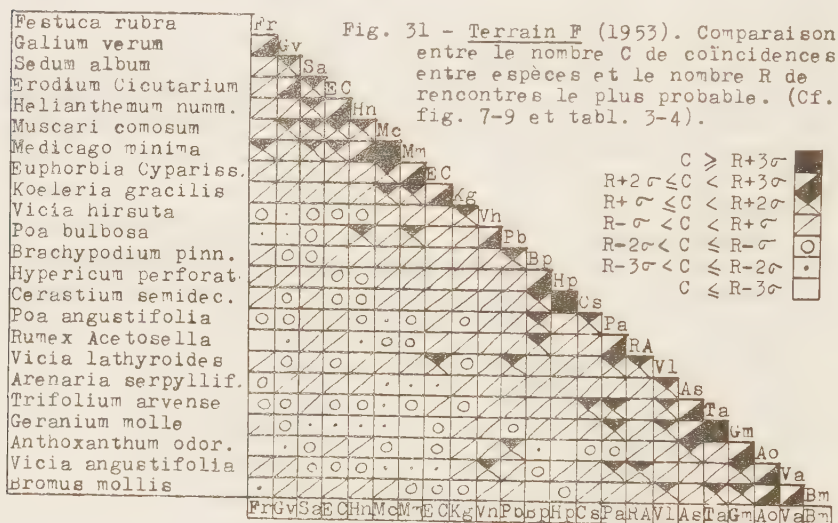
Des réapparitions de très faible importance, annuelles ou semences d'arbres, ont été constatées :

Anchusa arvensis

Minuartia tenuifolia

Mibora minima

Ulmus campestris



ANNÉE 1954.

Le tapis herbacé a un aspect sensiblement identique à celui qu'il avait en 1953. Les parties rases à *Helianthemum* sont moins continues et *Festuca rubra* en particulier y croît par taches ou par individus isolés mais vigoureux, alors que cette Graminée était aussi fréquente, mais peu visible, dans les mêmes conditions, en 1953. Les annuelles, peu apparentes, existent néanmoins en petites colonies éparées à nombreux individus nains (1-3 cm) et souvent uniflores. De grandes plaques de *Peltigera* s'étalent sur quelques espaces nus, où elles ont souvent éliminé les Mousses (*Bryum argenteum*) selon un mécanisme signalé par Borel et Lachman, 1951.

		Fr./90	
H	<i>Agrostis alba</i>	88	3.3
»	<i>Potentilla verna</i>	88	2.2
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	82	1.1
Ch	<i>Sedum album</i>	76	2.2
»	<i>Helianthemum nummularium</i>	69	2.2
H	<i>Festuca rubra</i>	64	2.3
»	<i>Hypericum perforatum</i>	56	1.1

[illegible]

T	<i>Erophila verna</i>	49	+ .1
H	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	48	1.2
»	<i>Euphorbia Cyparissias</i>	45	
»	<i>Brachypodium pinnatum</i>	44	2.2
»	<i>Galium verum</i>	44	1.1
»	<i>Rumex Acetosella</i>	39	1.2
T	<i>Trifolium campestre</i>	30	
G	<i>Muscari comosum</i>	28	
T	<i>Erodium cicutarium</i>	23	
»	<i>Bromus mollis</i>	21	
»	<i>Geranium molle</i>	21	
H	<i>Kæleria gracilis</i>	20	
T	<i>Vicia lathyroides</i>	20	
»	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	19	
»	<i>Trifolium arvense</i>	17	
H	<i>Poa bulbosa</i>	14	
Ch	<i>Teucrium Chamædrys</i>	14	
T	<i>Medicago minima</i>	10	
H	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>	10	

plus 28 espèces de fréquence égale ou inférieure à 9 (13 monocarpiques, 3 G, 9 H, 2 Ch, 1 P).

Spectre biologique :

	T + H2	H	G	Ch	P
SB	42,6	38,9	7,4	9,2	1,9 %
SC	29,3	51,6	4,0	14,8	0,3 %

Les thérophytes ont de nouveau régressé (surtout en SC) et leur proportion est redevenue ce qu'elle était en 1952. Les hémicryptophytes et les chaméphytes ont fortement progressé.

Répartition selon le sol.

On distingue (tabl. 33) :

1° à pH > 7,5 et pour plus de 0,2 % de CO₃Ca :

<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>Muscari comosum</i>
<i>Medicago minima</i>	

2° deux espèces de pH moyen : *Erodium Cicutarium* et *Vicia lathyroides*.

3° une espèce préférant de 0,05 à 0,2 % de CO₃Ca : *Bromus mollis*.

4° deux espèces de pH < 7,0 et préférant les sols acalciques : *Anthoxanthum odoratum* et *Rumex Acetosella*.

Groupements élémentaires (tabl. 34 et fig. 32) :

1) Le groupement à *Medicago minima*-*Muscari*-*Helianthemum* est toujours distinct, mais *Erodium* y manque.

2) L'association *Anthoxanthum*-*Helianthemum* renferme en outre *Galium verum* et *Sedum album* ; *Muscari comosum* s'y retrouve, *Erodium* manque.

3) De petits groupements d'annuelles : *Trifolium campestre* et *arvense*, souvent avec *Vicia lathyroides* d'une part, et *Vicia lathyroides*-*Bromus mollis*-*Geranium molle* d'autre part, peuvent accompagner le précédent pour une calcimétrie inférieure à 0,25 % et un pH 7,1 à 7,6.

4) Le groupe *Erodium*-*Taraxacum*-*Rumex Acetosella* est localisé en dehors des groupements 1 et 2 ; en particulier *Medicago minima*, *Muscari*, *Anthoxanthum* y manquent ; le pH est souvent plus bas et la teneur en calcaire faible ou nulle.

5) Le groupement *Erophila-Brachypodium pinnatum-Ranunculus bulbosus-Hypericum perforatum*, où manque *Bromus mollis*, reste bien caractérisé ; il renferme parfois *Rumex Acetosella* et c'est alors seulement que *Ranunculus bulbosus* est présent.

TABL. 33 - Influences édaphiques (F - 1954) Interprétation des signes : voir Tabl. 5	I		II		III	
	pH > 7,5	CO ₃ Ca > 0,2 %	pH 7,5 -7,0	CO ₃ Ca 0,2 -0,05 %	pH < 7,0	CO ₃ Ca 0
<i>Medicago minima</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Muscari comosum</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Helianthemum nummul.</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Euphorbia Cyparissias</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Sedum album</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Koeleria gracilis</i>	■	■	○	○	○	○
<i>Geranium molle</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Erodium Cicutarium</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Brachypodium pinnatum</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Bromus mollis</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Hypericum perforatum</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Trifolium arvense</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Vicia lathyroides</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Crepis virens</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Erophila verna</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Veronica arvensis</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Arenaria serpyllifol.</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Rumex Acetosella</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	○	○	■	■	○	○
<i>Poa angustifolia</i>	○	○	■	■	○	○

Évolution.

a) espèces disparues :

Une seule (+) était assez répandue dans le peuplement 1953.

Anchusa arvensis
Evonymus europæus
Medicago Lupulina
Minuartia tenuifolia
Senecio Jacobæa

Ulmus campestris
 + *Vicia angustifolia*
Vincetoxicum officinale
Vulpia longisetia

b) en régression :

En dehors d'une vivace (+), ce sont des annuelles à très forte expansion en 1953, mais qui avaient pour la plupart une fréquence médiocre en 1952. Il en résulte que rien ne permet d'affirmer la disparition de ces espèces les années suivantes.

Arenaria serpyllifolia
Bromus mollis
Calamintha Acinos
Erodium cicutarium
Geranium molle
Medicago minima

+ *Poa pratensis*
Trifolium arvense
Tr. campestre
Vicia hirsuta
V. lathyroides

c) en progression :

Mettons à part les annuelles suivantes, qui ont eu un comportement opposé à celui du groupe précédent :

Cerastium semidecandrum
Erophila verna

Saxifraga tridactylites
Veronica arvensis

TABL. 24 (F-L)*4		14	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																										
pH		7.65	7.5	7.45	7.4	7.35	7.3	7.25	7.2	7.15	7.1	7.05	7.0	6.95	6.9	6.85	6.8	6.75	6.7	6.65	6.6	6.55	6.5	6.45	6.4	6.35	6.3	6.25	6.2	6.15	6.1	6.05	6.0	5.95	5.9	5.85	5.8	5.75	5.7	5.65	5.6	5.55	5.5	5.45	5.4	5.35	5.3	5.25	5.2	5.15	5.1	5.05	5.0	4.95	4.9	4.85	4.8	4.75	4.7	4.65	4.6	4.55	4.5	4.45	4.4	4.35	4.3	4.25	4.2	4.15	4.1	4.05	4.0	3.95	3.9	3.85	3.8	3.75	3.7	3.65	3.6	3.55	3.5	3.45	3.4	3.35	3.3	3.25	3.2	3.15	3.1	3.05	3.0	2.95	2.9	2.85	2.8	2.75	2.7	2.65	2.6	2.55	2.5	2.45	2.4	2.35	2.3	2.25	2.2	2.15	2.1	2.05	2.0	1.95	1.9	1.85	1.8	1.75	1.7	1.65	1.6	1.55	1.5	1.45	1.4	1.35	1.3	1.25	1.2	1.15	1.1	1.05	1.0	0.95	0.9	0.85	0.8	0.75	0.7	0.65	0.6	0.55	0.5	0.45	0.4	0.35	0.3	0.25	0.2	0.15	0.1	0.05	0.0	-0.05	-0.1	-0.15	-0.2	-0.25	-0.3	-0.35	-0.4	-0.45	-0.5	-0.55	-0.6	-0.65	-0.7	-0.75	-0.8	-0.85	-0.9	-0.95	-1.0	-1.05	-1.1	-1.15	-1.2	-1.25	-1.3	-1.35	-1.4	-1.45	-1.5	-1.55	-1.6	-1.65	-1.7	-1.75	-1.8	-1.85	-1.9	-1.95	-2.0	-2.05	-2.1	-2.15	-2.2	-2.25	-2.3	-2.35	-2.4	-2.45	-2.5	-2.55	-2.6	-2.65	-2.7	-2.75	-2.8	-2.85	-2.9	-2.95	-3.0	-3.05	-3.1	-3.15	-3.2	-3.25	-3.3	-3.35	-3.4	-3.45	-3.5	-3.55	-3.6	-3.65	-3.7	-3.75	-3.8	-3.85	-3.9	-3.95	-4.0	-4.05	-4.1	-4.15	-4.2	-4.25	-4.3	-4.35	-4.4	-4.45	-4.5	-4.55	-4.6	-4.65	-4.7	-4.75	-4.8	-4.85	-4.9	-4.95	-5.0	-5.05	-5.1	-5.15	-5.2	-5.25	-5.3	-5.35	-5.4	-5.45	-5.5	-5.55	-5.6	-5.65	-5.7	-5.75	-5.8	-5.85	-5.9	-5.95	-6.0	-6.05	-6.1	-6.15	-6.2	-6.25	-6.3	-6.35	-6.4	-6.45	-6.5	-6.55	-6.6	-6.65	-6.7	-6.75	-6.8	-6.85	-6.9	-6.95	-7.0	-7.05	-7.1	-7.15	-7.2	-7.25	-7.3	-7.35	-7.4	-7.45	-7.5	-7.55	-7.6	-7.65	-7.7	-7.75	-7.8	-7.85	-7.9	-7.95	-8.0	-8.05	-8.1	-8.15	-8.2	-8.25	-8.3	-8.35	-8.4	-8.45	-8.5	-8.55	-8.6	-8.65	-8.7	-8.75	-8.8	-8.85	-8.9	-8.95	-9.0	-9.05	-9.1	-9.15	-9.2	-9.25	-9.3	-9.35	-9.4	-9.45	-9.5	-9.55	-9.6	-9.65	-9.7	-9.75	-9.8	-9.85	-9.9	-10.0	-10.05	-10.1	-10.15	-10.2	-10.25	-10.3	-10.35	-10.4	-10.45	-10.5	-10.55	-10.6	-10.65	-10.7	-10.75	-10.8	-10.85	-10.9	-11.0	-11.05	-11.1	-11.15	-11.2	-11.25	-11.3	-11.35	-11.4	-11.45	-11.5	-11.55	-11.6	-11.65	-11.7	-11.75	-11.8	-11.85	-11.9	-12.0	-12.05	-12.1	-12.15	-12.2	-12.25	-12.3	-12.35	-12.4	-12.45	-12.5	-12.55	-12.6	-12.65	-12.7	-12.75	-12.8	-12.85	-12.9	-13.0	-13.05	-13.1	-13.15	-13.2	-13.25	-13.3	-13.35	-13.4	-13.45	-13.5	-13.55	-13.6	-13.65	-13.7	-13.75	-13.8	-13.85	-13.9	-14.0	-14.05	-14.1	-14.15	-14.2	-14.25	-14.3	-14.35	-14.4	-14.45	-14.5	-14.55	-14.6	-14.65	-14.7	-14.75	-14.8	-14.85	-14.9	-15.0	-15.05	-15.1	-15.15	-15.2	-15.25	-15.3	-15.35	-15.4	-15.45	-15.5	-15.55	-15.6	-15.65	-15.7	-15.75	-15.8	-15.85	-15.9	-16.0	-16.05	-16.1	-16.15	-16.2	-16.25	-16.3	-16.35	-16.4	-16.45	-16.5	-16.55	-16.6	-16.65	-16.7	-16.75	-16.8	-16.85	-16.9	-17.0	-17.05	-17.1	-17.15	-17.2	-17.25	-17.3	-17.35	-17.4	-17.45	-17.5	-17.55	-17.6	-17.65	-17.7	-17.75	-17.8	-17.85	-17.9	-18.0	-18.05	-18.1	-18.15	-18.2	-18.25	-18.3	-18.35	-18.4	-18.45	-18.5	-18.55	-18.6	-18.65	-18.7	-18.75	-18.8	-18.85	-18.9	-19.0	-19.05	-19.1	-19.15	-19.2	-19.25	-19.3	-19.35	-19.4	-19.45	-19.5	-19.55	-19.6	-19.65	-19.7	-19.75	-19.8	-19.85	-19.9	-20.0	-20.05	-20.1	-20.15	-20.2	-20.25	-20.3	-20.35	-20.4	-20.45	-20.5	-20.55	-20.6	-20.65	-20.7	-20.75	-20.8	-20.85	-20.9	-21.0	-21.05	-21.1	-21.15	-21.2	-21.25	-21.3	-21.35	-21.4	-21.45	-21.5	-21.55	-21.6	-21.65	-21.7	-21.75	-21.8	-21.85	-21.9	-22.0	-22.05	-22.1	-22.15	-22.2	-22.25	-22.3	-22.35	-22.4	-22.45	-22.5	-22.55	-22.6	-22.65	-22.7	-22.75	-22.8	-22.85	-22.9	-23.0	-23.05	-23.1	-23.15	-23.2	-23.25	-23.3	-23.35	-23.4	-23.45	-23.5	-23.55	-23.6	-23.65	-23.7	-23.75	-23.8	-23.85	-23.9	-24.0	-24.05	-24.1	-24.15	-24.2	-24.25	-24.3	-24.35	-24.4	-24.45	-24.5	-24.55	-24.6	-24.65	-24.7	-24.75	-24.8	-24.85	-24.9	-25.0	-25.05	-25.1	-25.15	-25.2	-25.25	-25.3	-25.35	-25.4	-25.45	-25.5	-25.55	-25.6	-25.65	-25.7	-25.75	-25.8	-25.85	-25.9	-26.0	-26.05	-26.1	-26.15	-26.2	-26.25	-26.3	-26.35	-26.4	-26.45	-26.5	-26.55	-26.6	-26.65	-26.7	-26.75	-26.8	-26.85	-26.9	-27.0	-27.05	-27.1	-27.15	-27.2	-27.25	-27.3	-27.35	-27.4	-27.45	-27.5	-27.55	-27.6	-27.65	-27.7	-27.75	-27.8	-27.85	-27.9	-28.0	-28.05	-28.1	-28.15	-28.2	-28.25	-28.3	-28.35	-28.4	-28.45	-28.5	-28.55	-28.6	-28.65	-28.7	-28.75	-28.8	-28.85	-28.9	-29.0	-29.05	-29.1	-29.15	-29.2	-29.25	-29.3	-29.35	-29.4	-29.45	-29.5	-29.55	-29.6	-29.65	-29.7	-29.75	-29.8	-29.85	-29.9	-30.0	-30.05	-30.1	-30.15	-30.2	-30.25	-30.3	-30.35	-30.4	-30.45	-30.5	-30.55	-30.6	-30.65	-30.7	-30.75	-30.8	-30.85	-30.9	-31.0	-31.05	-31.1	-31.15	-31.2	-31.25	-31.3	-31.35	-31.4	-31.45	-31.5	-31.55	-31.6	-31.65	-31.7	-31.75	-31.8	-31.85	-31.9	-32.0	-32.05	-32.1	-32.15	-32.2	-32.25	-32.3	-32.35	-32.4	-32.45	-32.5	-32.55	-32.6	-32.65	-32.7	-32.75	-32.8	-32.85	-32.9	-33.0	-33.05	-33.1	-33.15	-33.2	-33.25	-33.3	-33.35	-33.4	-33.45	-33.5	-33.55	-33.6	-33.65	-33.7	-33.75	-33.8	-33.85	-33.9	-34.0	-34.05	-34.1	-34.15	-34.2	-34.25	-34.3	-34.35	-34.4	-34.45	-34.5	-34.55	-34.6	-34.65	-34.7	-34.75	-34.8	-34.85	-34.9	-35.0	-35.05	-35.1	-35.15	-35.2	-35.25	-35.3	-35.35	-35.4	-35.45	-35.5	-35.55	-35.6	-35.65	-35.7	-35.75	-35.8	-35.85	-35.9	-36.0	-36.05	-36.1	-36.15	-36.2	-36.25	-36.3	-36.35	-36.4	-36.45	-36.5	-36.55	-36.6	-36.65	-36.7	-36.75	-36.8	-36.85	-36.9	-37.0	-37.05	-37.1	-37.15	-37.2	-37.25	-37.3	-37.35	-37.4	-37.45	-37.5	-37.55	-37.6	-37.65	-37.7	-37.75	-37.8	-37.85	-37.9	-38.0	-38.05	-38.1	-38.15	-38.2	-38.25	-38.3	-38.35	-38.4	-38.45	-38.5	-38.55	-38.6	-38.65	-38.7	-38.75	-38.8	-38.85	-38.9	-39.0	-39.05	-39.1	-39.15	-39.2	-39.25	-39.3	-39.35	-39.4	-39.45	-39.5	-39.55	-39.6	-39.65	-39.7	-39.75	-39.8	-39.85	-39.9	-40.0	-40.05	-40.1	-40.15	-40.2	-40.25	-40.3	-40.35	-40.4	-40.45	-40.5	-40.55	-40.6	-40.65	-40.7	-40.75	-40.8	-40.85	-40.9	-41.0	-41.05	-41.1	-41.15	-41.2	-41.25	-41.3	-41.35	-41.4	-41.45	-41.5	-41.55	-41.6	-41.65	-41.7	-41.75	-41.8	-41.85	-41.9	-42.0	-42.05	-42.1	-42.15	-42.2	-42.25	-42.3	-42.35	-42.4	-42.45	-42.5	-42.55	-42.6	-42.65	-42.7	-42.75	-42.8	-42.85	-42.9	-43.0	-43.05	-43.1	-43.15	-43.2	-43.25	-43.3	-43.35	-43.4	-43.45	-43.5	-43.55	-43.6	-43.65	-43.7	-43.75	-43.8	-43.85	-43.9	-44.0	-44.05	-44.1	-44.15	-44.2	-44.25	-44.3	-44.35	-44.4	-44.45	-44.5	-44.55	-44.6	-44.65	-44.7	-44.75	-44.8	-44.85	-44.9	-45.0	-45.05	-45.1	-45.15	-45.2	-45.25	-45.3	-45.35	-45.4	-45.45	-45.5	-45.55	-45.6	-45.65	-45.7	-45.75	-45.8	-45.85	-45.9	-46.0	-46.05	-46.1	-46.15	-46.2	-46.25	-46.3	-46.35	-46.4	-46.45	-46.5	-46.55	-46.6	-46.65	-46.7	-46.75	-46.8	-46.85	-46.9	-47.0	-47.05	-47.1	-47.15	-47.2	-47.25	-47.3	-47.35	-47.4	-47.45	-47.5	-47.55	-47.6	-47.65	-47.7	-47.75	-47.8	-47.85	-47.9	-48.0	-48.05	-48.1	-48.15	-48.2	-48.25	-48.3	-48.35	-48.4	-48.45	-48.5	-48.55	-48.6	-48.65	-48.7	-48.75	-48.8	-48.85	-48.9	-49.0	-49.05	-49.1	-49.15	-49.2	-49.25	-49.3	-49.35	-49.4	-49.45	-49.5	-49.55	-49.6	-49.65	-49.7	-49.75	-49.8	-49.85	-49.9	-50.0	-50.05	-50.1	-50.15	-50.2	-50.25	-50.3	-50.35	-50.4	-50.45	-50.5	-50.55	-50.6	-50.65	-50.7	-50.75	-50.8	-50.85	-50.9	-51.0	-51.05	-51.1	-51.15	-51.2	-51.25	-51.3	-51.35	-51.4	-51.45	-51.5	-51.55	-51.6	-51.65	-51.7	-51.75	-51.8	-51.85	-51.9	-52.0	-52.05	-52.1	-52.15	-52.2	-52.25	-52.3	-52.35	-52.4	-52.45	-52.5	-52.55	-52.6	-52.65	-52.7	-52.75	-52.8	-52.85	-52.9	-53.0	-53.05	-53.1	-53.15	-53.2	-53.25	-53.3	-53.35	-53.4	-53.45	-53.5	-53.55	-53.6	-53.65	-53.7	-53.75	-53.8	-53.85	-53.9	-54.0	-54.05	-54.1	-54.15	-54.2	-54.25	-54.3	-54.35	-54.4	-54.45	-54.5	-54.55	-54.6	-54.65	-54.7	-54.75	-54.8	-54.85	-54.9	-55.0	-55.05	-55.1	-55.15	-55.2	-55.25	-55.3	-55.35	-55.4	-55.45	-55.5	-55.55	-55.6	-55.65	-55.7	-55.75	-55.8	-55.85	-55.9	-56.0	-56.05	-56.1	-56.15	-56.2	-56.25	-56.3	-56.35	-56.4	-56.45	-56.5	-56.55	-56.6	-56.65	-56.7	-56.75	-56.8	-56.85	-56.9	-57.0	-57.05	-57.1	-57.15	-57.2	-57.25	-57.3	-57.35	-57.4	-57.45	-57.5	-57.55	-57.6	-57.65	-57.7	-57.75	-57.8	-57.85	-57.9	-

de même que réapparaissent des thérophytes d'écologie voisine :

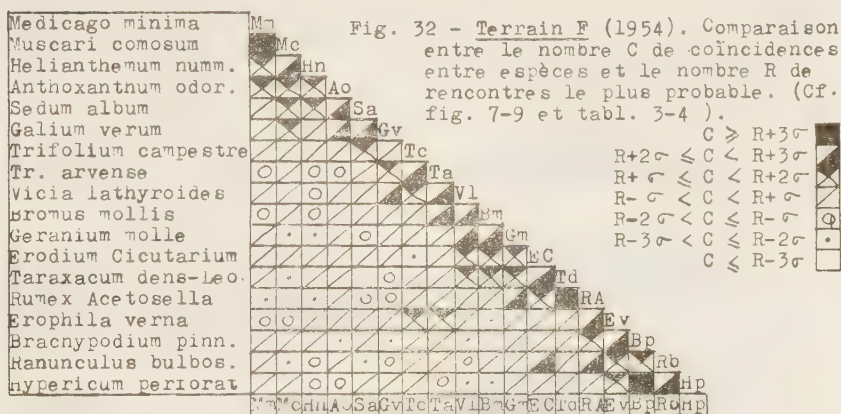
Aira præcox
Crepis setosa

Herniaria glabra
Myosotis collina

Les autres espèces en progression sont des vivaces ; la plupart avaient également subi une régression nette l'année précédente (+).

+ *Anthoxanthum odoratum*
+ *Arabis sagittata*
+ *Convolvulus arvensis*
+ *Euphorbia Cyparissias*
+ *Kaëria gracilis*
+ *Lotus corniculatus*

+ *Luzula vulgaris*
+ *Ranunculus bulbosus*
+ *Rumex Acetosella*
+ *Sedum acre*
+ *Teucrium Chamædryas*



d) nouvelles :

Aira caryophylla

Dactylis glomerata

La seconde seule est vigoureuse et elle était peut-être déjà présente (stérile) l'année précédente, car elle a très vite fleuri. Comme les autres années, ces espèces existent sur la pelouse voisine.

Caractères du peuplement F.

La végétation, d'emblée riche en espèces aussi bien vivaces qu'annuelles, est devenue de plus en plus semblable à celle des clairières voisines : pelouse graminéenne dense, en mosaïque avec des « vides » où *Helianthemum* et *Sedum album* sont plus visibles, sans y être strictement localisés. Les plages à végétation rase sont particulièrement riches en bryophytes ; les annuelles y sont inégalement réparties.

Espèces spéciales.

Elles sont très nombreuses et leur rôle dans le peuplement a été souvent important :

<i>Alchimilla arvensis</i>	<i>Malva silvestris</i>
<i>Anchusa arvensis</i>	<i>Muscari comosum</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Onopordon Acanthium</i>
<i>Arabis sagittata</i>	<i>Phleum Bohmeri</i>
<i>Calamintha Acinos</i>	<i>Polygonum dumetorum</i>
<i>C. Clinopodium</i>	<i>Potentilla argentea</i>
<i>Carex contigua</i>	<i>Rumex Acetosa</i>
<i>Cerastium pumilum</i>	<i>Sedum acre</i>
<i>Chenopodium polyspermum</i>	<i>S. album</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Teucrium Chamædrys</i>
<i>Festuca rubra</i>	<i>Vicia angustifolia</i>
<i>Galium verum</i>	<i>V. lathyroides</i>
<i>Herniaria glabra</i>	<i>Vincetoxicum officinale</i>
<i>Lactuca Scariola</i>	<i>Vulpia longiset</i>

Ce sont des plantes héliophiles et xérophiles dont beaucoup auraient pu certainement vivre dans plusieurs des autres parcelles étudiées.

Les espèces suivantes ont eu un développement incomplet (+), ou ont disparu sans descendance :

+ <i>Allium oleraceum</i>	+ <i>Pinus silvestris</i>
<i>Calamintha Clinopodium</i>	<i>Potentilla argentea</i>
<i>Centaurium umbellatum</i>	+ <i>Quercus lanuginosa</i>
<i>Cerastium pumilum</i>	<i>Sedum rupestre</i>
+ <i>Evonymus europæus</i>	<i>Senecio Jacobæa</i>
<i>Fragaria vesca</i>	<i>S. vulgaris</i>
<i>Lactuca Scariola</i>	+ <i>Thymus Serpyllum</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>	+ <i>Ulmus campestris</i>
<i>Malva silvestris</i>	<i>Veronica hederæfolia</i>

Elles étaient peu vigoureuses et isolées, sauf la première.

La totalité des espèces du peuplement F venait des environs immédiats ou de semences dormantes.

Évolution.

A. Variations qualitatives (fig. 33).

Aucune différence n'a été nettement perceptible dans la physionomie du peuplement. Parmi les espèces les plus répandues, beaucoup ont eu des variations irrégulières de fréquence, ne permettant pas de prévoir leur évolution ultérieure.

Première année :

Toutes les espèces à maximum net de fréquence en 1950 sont des monocarpiques de friches sableuses :

<i>Anchusa arvensis</i>	<i>Onopordon Acanthium</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Polygonum dumetorum</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Lamium purpureum</i>	<i>Vicia lathyroides</i>

Deuxième année :

Certaines ont eu un maximum très accusé, suivi d'une régression à peu près totale :

<i>Ajuga genevensis</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Arabidopsis Thaliana</i>	<i>Verbascum Thapsus</i>
<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Myosotis collina</i>	

La première seule est vivace. Les quatre dernières ont eu une évolution presque identique.

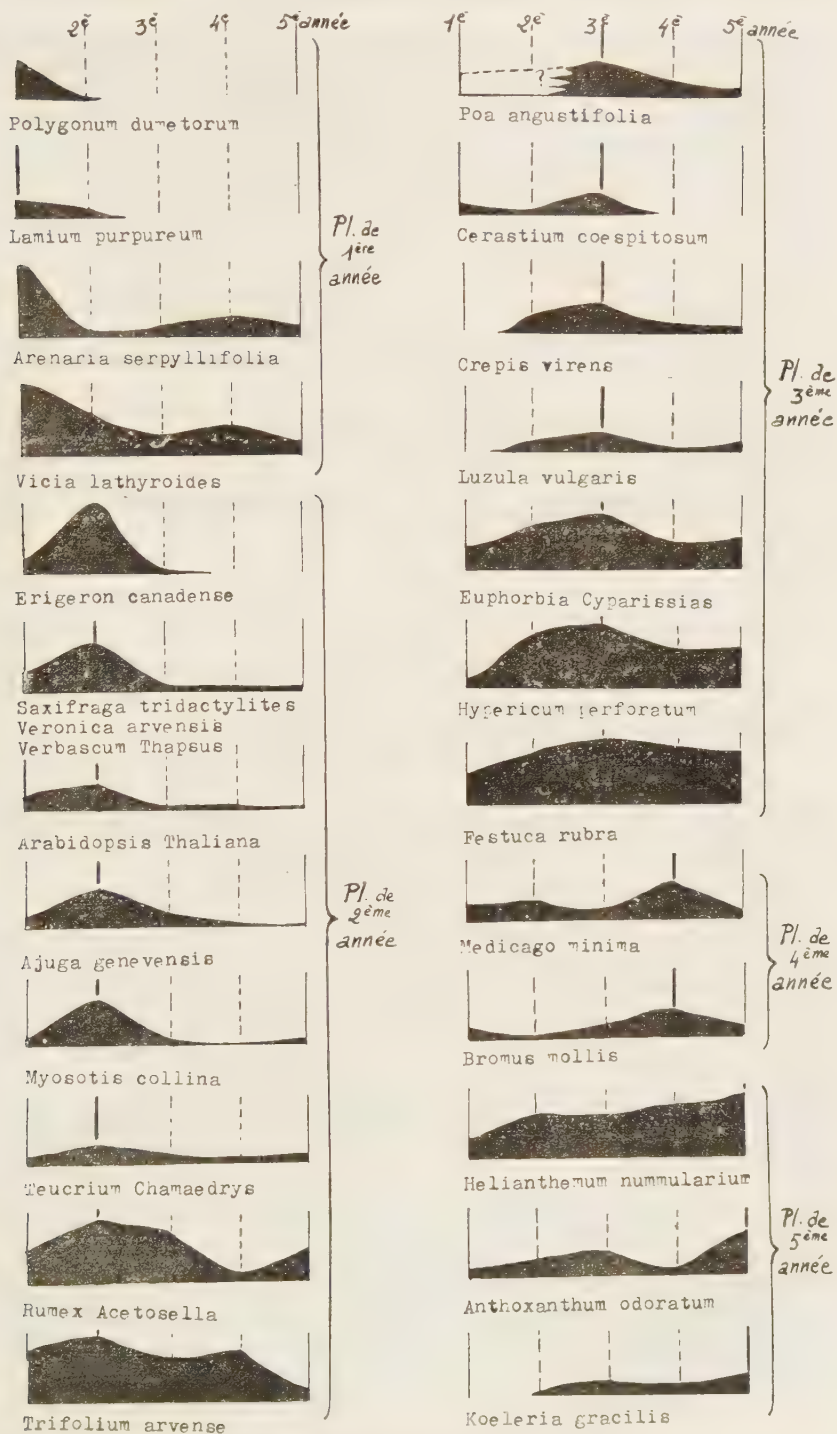


Fig. 33 - Evolution du peuplement F.

D'autres espèces ont subi après leur expansion maximum une évolution plus irrégulière, comportant plus tard une nouvelle phase d'expansion :

<i>Geranium molle</i>	<i>Teucrium Chamædrys</i>
<i>Rumex Acetosella</i>	<i>Trifolium arvense</i>

Les espèces de seconde année sont des plantes d'espaces dénudés (pelouses rases, moissons), sensibles à la concurrence.

Troisième année :

Certaines espèces présentent un maximum net, mais leur fréquence n'est jamais très élevée :

<i>Calamintha Acinos</i>	<i>Luzula vulgaris</i>
<i>Cerastium cæspitosum</i>	<i>Poa angustifolia</i>
<i>Crepis setosa</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
<i>Cr. virens</i>	

Ce sont encore des plantes basses des pelouses rases et discontinues. Au contraire, plusieurs espèces de prés ou friches plus denses ont un maximum plus élevé, mais moins accusé :

<i>Euphorbia Cyparissias</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
<i>Festuca rubra</i>	

Quatrième année :

Ce sont deux annuelles : *Bromus mollis* et *Medicago minima*.

Cinquième année :

Très peu de ces espèces ont régulièrement progressé ; toutes sont des vivaces :

<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Poa bulbosa</i>
<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>Sedum album</i>
<i>Koeleria gracilis</i>	<i>Taraxacum Dens-leonis</i>

Enfin, la fréquence de plusieurs annuelles a présenté deux maxima presque identiques et bien marqués :

- en 1950 et 53 : *Vicia hirsuta*, *V. angustifolia*.
- en 1951 et 53 : *Erodium Cicutarium*, *Trifolium campestre*.
- en 1951 et 54 : *Cerastium semidecandrum* et *Erophila verna*.

Il résulte de ce qui précède que les stades suivants n'auraient pu être décelés que par un examen attentif et qu'ils ne correspondent pas à un renouvellement important de la végétation (tabl. 34 bis) :

En dehors d'un boisement possible, il est peu probable que le peuplement F, presque identique à la végétation voisine, varie beaucoup dans les quelques années suivantes.

Si l'ensemble du peuplement F a relativement peu évolué, il n'en a pas été tout à fait de même pour les groupements élémentaires définis à partir de 1951 par la méthode statistique. On constate (fig. 34) les variations suivantes :

1^o Le groupement A à *Hélianthème-Muscari-Medicago minima* s'est maintenu jusqu'en 1953. L'année suivante, il a fortement régressé en se fragmentant. Le groupement D à *Hélianthème-Anthoxanthum* a évolué en sens inverse. De l'examen sur le terrain, il résulte que la Flouve a occupé progressivement, puis de plus en plus vite, les surfaces libres qui accompagnent les colonies d'*Hélianthèmes*. Elle y a peu à peu évincé *Medicago minima*.

2^o Le groupement B à *Brachypodium pinnatum-Hypericum-Ranunculus*

bulbosus a fortement reculé en 1952 ; il a ensuite repris sa progression, réoccupant puis dépassant son aire primitive.

3° Les petits groupements d'annuelles, variables selon les années, mais occupant surtout les vides, et rares au voisinage de l'Hélianthème, ont été observés à des emplacements très variables. Au début ils ont accompagné le groupement B, encore très discontinu, puis tous les espaces vides ont été occupés (1952-53). Les surfaces qui leur sont favorables deviennent plus rares en 1954.

TABL. 34 bis - Parcelle F.

<u>1954</u>	Stade à <u>Anthoxanthum odoratum</u> - <u>Helianthemum nummularium</u> et <u>Sedum album</u>
	↑
<u>1953</u>	Stade à <u>Bromus mollis</u> - <u>Medicago minima</u> (parties clairsemées surtout)
	↑
<u>1952</u>	Stade à <u>Euphorbia Cyparissias</u> - <u>Festuca rubra</u> et <u>Poa angustifolia</u>
	↑
<u>1951</u>	Stade à <u>Ajuga genevensis</u> ou <u>Rumex Acetosella</u> avec très nombreuses annuelles <u>Erigeron canadense</u> , <u>Trifolium arvense</u>
	↑
<u>1950</u>	Stade à <u>Arenaria serpyllifolia</u> - <u>Vicia lathyroides</u> <u>Polygonum dumetorum</u>
	↑
<u>1949</u>	Peuplement initial très clairsemé à <u>Capsella B.-p.</u> et <u>Chenopodium polyspermum</u> ...

B. Variations quantitatives :

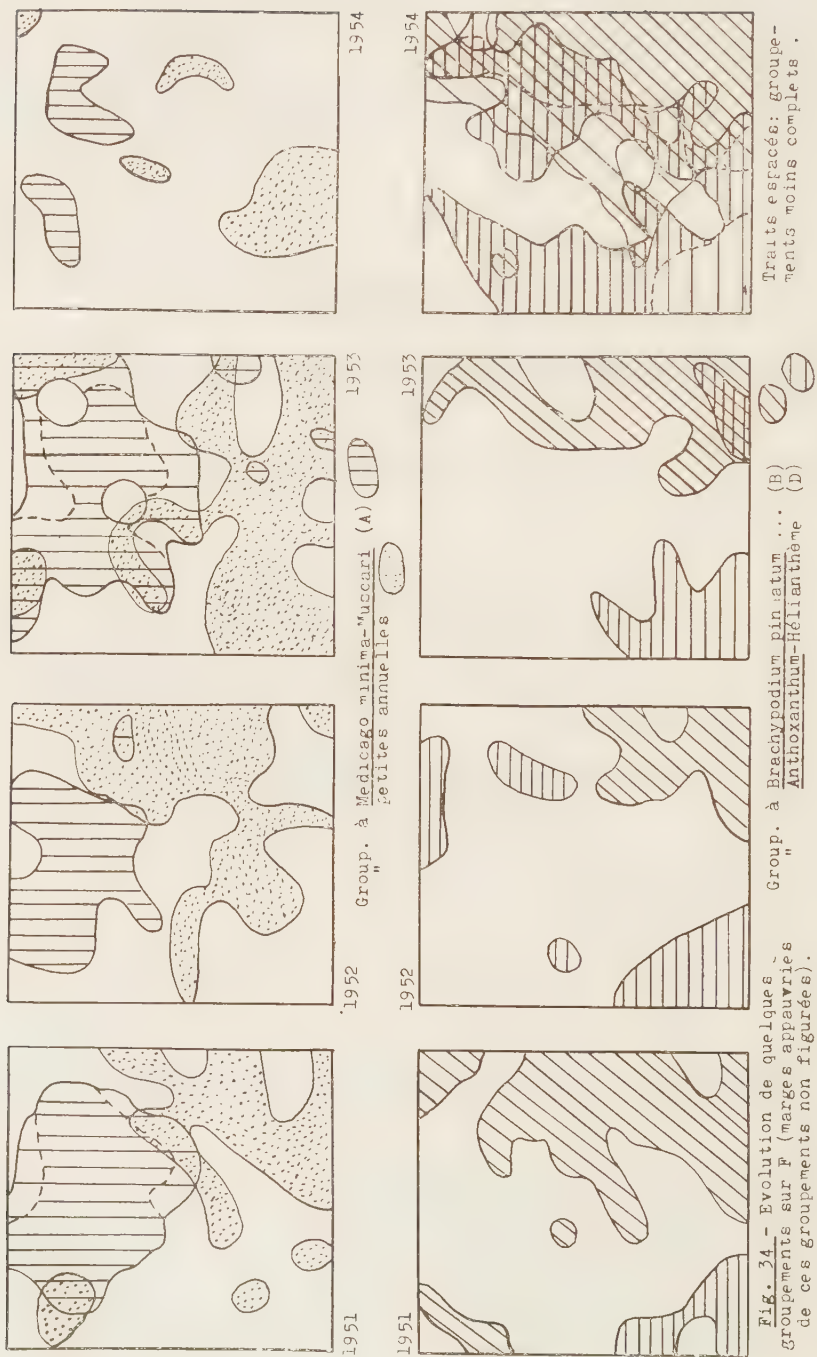
a) Coefficient de stabilité :

- 69,0 entre 1950 et 51
- 79,2 « 1951 et 52
- 84,8 « 1952 et 53
- 85,2 « 1953 et 54

Ces valeurs correspondent à un renouvellement de plus en plus faible à partir de 1952, ce qui correspond bien aux observations portant sur l'évolution qualitative.

b) Spectre biologique (fig. 35) :

Nous retrouvons les mêmes particularités : variations peu importantes et irrégulières, plus accusées cependant au cours des deux premières années. Le spectre corrigé exprime mieux les variations des annuelles : valeur initiale relativement faible, progression temporaire en 1953, mais, dans l'ensemble, recul accentué. Il indique également la nette expansion des chaméphytes, et l'avance plus régulière des hémicryptophytes.



En valeur absolue, on constate un appauvrissement marqué de la population, portant essentiellement sur le nombre d'annuelles et d'hémicryptophytes, à partir de la seconde année (fig. 35, au centre). La figure 35, à droite, montre que toutes les catégories ont progressé jusqu'en 1951 ou 52, avant d'évoluer de façon particulière.

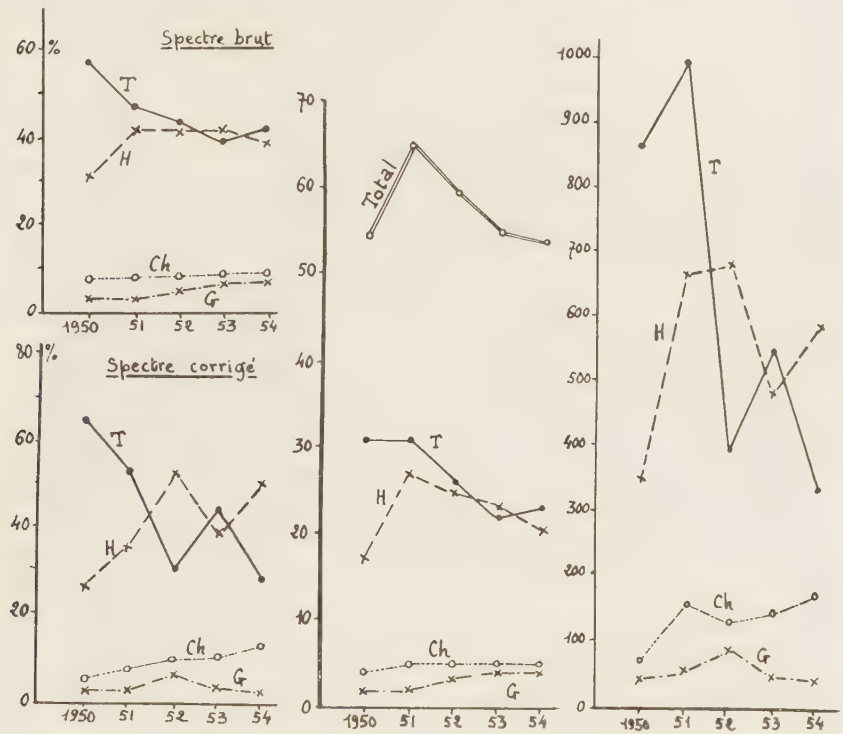


FIG. 35. — Évolution de la parcelle F : de gauche à droite, variations du spectre biologique, du nombre d'espèces, et de la somme des fréquences.

c) Disparitions, espèces nouvelles (tabl. 35) :

Le nombre d'espèces disparues est resté à peu près constant, alors que celui des espèces nouvelles n'a cessé de décroître. Ici encore, il y a eu surtout sélection à partir d'un stock initial important. On voit encore l'importance du peuplement initial (lignes 3 et 4) : les espèces de 1950 ne sont pas relictuelles, mais forment l'essentiel du peuplement 1954 (tabl. 35, ligne 5).

TABL. 35 - Nombre d'espèces :	1950	1951	1952	1953	1954
1°-disparues	-	5	9	7	7
2°-nouvelles	54	17	6	3	2
3°-de 1954 présentes chaque année	36	10	3	3	2
-idem %	66,6	18,5	5,6	5,6	3,7
4°-idem % compte tenu des fréq.	93,0	5,4	1,0	0,4	0,2
(voir texte avant tabl. 8)					

TABL. 36 - Terrain P.		1950	1951	1952	1953	1954		1950	1951	1952	1953	1954
H	<i>Agrostis alba</i>	60	88	66	85	88	H					
T	<i>Aira caryophylla</i>					1	T					
T	<i>A. praecox</i>					2	T					
H	<i>Alopecurus genovensis</i>	10	52	24	1		H					
T	<i>Alchemilla arvensis</i>	3	1			1	T					
G	<i>Allium oleraceum</i>	(4)	(4)				T					
T	<i>Anchusa arvensis</i>	5			1		T					
H	<i>Antioxanthum odoratum</i>	6	25	30	11	48	G					
H	<i>Arabis arvensis</i>	16	31	4	3	4	G					
T	<i>Arabis sagittata</i>	3	4	4	4	6	T					
H	<i>Artemisia serpyllifolia</i>	90	5	9	26	19	G					
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	40	45	45	44	44	H					
T	<i>Bromus mollis</i>	13	2	18	35	21	P					
T	<i>Calamintha Acanthum</i>		3	9	4		P					
H	<i>C. clinopodium</i>		1			1	G					
H2	<i>Carduus nutans</i>	5	1	1		2	H					
H	<i>Carex contigua</i>	3	3	2			T					
H2	<i>Centaurium umbellatum</i>		1	1			H					
H	<i>Cerastium coespitosum</i>	12	1	23			P					
T	<i>C. pumilum</i>		1				P					
T	<i>C. semidecandrum</i>	40	76	36	35	82	G					
G	<i>Convolvulus arvensis</i>				1	3	P					
T	<i>Crepis setosa</i>		1	16			H					
T	<i>Cr. taraxacifolia</i>			6			H					
"	<i>Cr. virens</i>		22	33	6	7	T					
H	<i>Dactylis glomerata</i>	20	90	1	82	23	H					
T	<i>Erigeron canadense</i>	53	80	7	5	49	T					
H	<i>Erodium cicutarium</i>	39	55	26	34	45	T					
H	<i>Erophila verna</i>	30	58	69	(1)		H					
P	<i>Euphorbia Cyparissias</i>			(1)	1		Ch					
P	<i>Evolvulus europaeus</i>				1		Ch					
H	<i>Festuca duriuscula</i>	48	65	79	67	64	H					
"	<i>F. rubra</i>						T					
"	<i>Fragaria vesca</i>		1				T					
"	<i>Galium verum</i>	32	43	46	44	44	T					
T	<i>Geranium molle</i>	52	84	44	21		P					
Ch	<i>Helianthemum nummularium</i>	28	56	55	63	69	H2					
T	<i>Herniaria glabra</i>	5	3	3	2		T					
Ch	<i>Hippocrepis comosa</i>						T					
H	<i>Hypericum perforatum</i>						"					
H	<i>Koeleria gracilis</i>	13	74	78	55	56	"					
T	<i>Lactuca Scariola</i>	2	1	12	9	20	"					
"	<i>Lamium amplexicaule</i>						H					
"	<i>L. purpureum</i>	20	11				T					
	<i>Lotus corniculatus</i>						H					
	<i>Luzula vulgaris</i>						H					
	<i>Malva silvestris</i>						T					
	<i>Medicago lupulina</i>						H					
	<i>M. minima</i>						T					
	<i>Melandryum album</i>						T					
	<i>Mibora minima</i>						T					
	<i>Minuartia tenuifolia</i>						T					
	<i>Muscari comosum</i>						G					
	<i>Myosotis collina</i>						G					
	<i>Onopordon Acanthum</i>						T					
	<i>Phloem Boeheri</i>						H					
	<i>Pinus silvestris</i>						P					
	<i>Poa bulbosa</i>						P					
	<i>P. angustifolia</i>						G					
	<i>Polygonum dumetorum</i>						G					
	<i>Potentilla argentea</i>						T					
	<i>P. verna</i>						H					
	<i>Quercus lanuginosa</i>						P					
	<i>Ranunculus bulbosus</i>						G					
	<i>Rosa sp.</i>						P					
	<i>Rumex Acetosa</i>						P					
	<i>R. Acetosella</i>						H					
	<i>Saxifraga tridactylites</i>						H					
	<i>Sedum acre</i>						Ch					
	<i>S. album</i>						"					
	<i>S. rupestre</i>						"					
	<i>Senecio Jacobaea</i>						H					
	<i>S. vulgaris</i>						T					
	<i>Stellaria media</i>						T					
	<i>Taraxacum dens-Leonis</i>						H					
	<i>Teucrium Chamaedrys</i>						Ch					
	<i>Thymus Serpyllum</i>						H					
	<i>Trifolium arvense</i>						Ch					
	<i>Tr. campestre</i>						T					
	<i>Urtica campestris</i>						T					
	<i>Verbascum thapsus</i>						P					
	<i>Veronica arvensis</i>						H2					
	<i>V. hederacea</i>						T					
	<i>Vicia angustifolia</i>						"					
	<i>V. hirsuta</i>						"					
	<i>V. latyroides</i>						"					
	<i>Vincetoxicum officinale</i>						"					
	<i>Vulpia longisetata</i>						T					

Le tableau 36 auquel il faut ajouter 2 espèces de l'automne 1949 : *Capsella Bursa-pastoris* et *Chenopodium polyspermum*, comporte, outre 6 fugaces, 84 espèces à développement complet : 44 monocarpiques, dont deux sont spéciales aux derniers mois de 1949 (52,4 %), 29 hémicryptophytes (34,5 %), 6 chaméphytes (7,1 %), 4 géophytes (4,8 %), une nanophanérophylite (1,2 %), proportions peu différentes de celles du peuplement 1950.

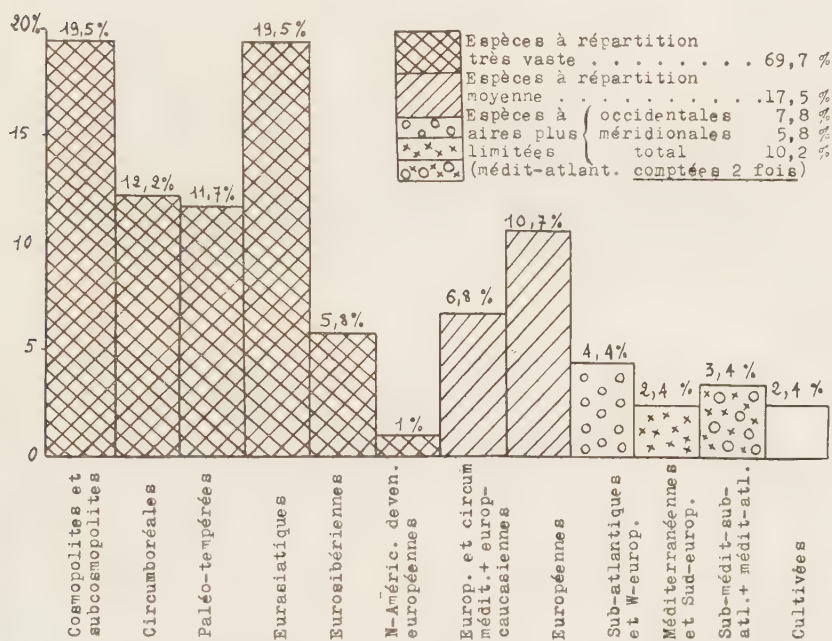


FIG. 36. — Répartition de toutes les espèces observées d'après leur aire géographique *actuelle* (introduites comprises).

LISTE GÉNÉRALE DES ESPÈCES OBSERVÉES.

(Tableau 37)

212 espèces ont été observées, dont 5 étaient cultivées aux alentours des terrains étudiés. La figure 36 donne la répartition biogéographique actuelle de ces plantes (indiquée au tabl. 37), surtout d'après Fournier, 1946). On remarquera l'importance des espèces à répartition très vaste et moyenne, puisque 10 % seulement des plantes observées ont une aire géographique nettement inférieure à celle de l'Europe (subatlantiques et subméditerranéennes).

[illegible]

TABL. 37 (suite)		C	A	S	H	J1	J2	F	SN(F.C)	SN(F.D)	LC	LA
Euras.	<i>Sedum album</i>							+				
Europ.	<i>S. rupestre</i>							+				
Euras.	<i>Senecio Jacobaea</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
Eur. et W As.	<i>S. silvaticus</i>			+		+	+	+	+	+	+	+
Subcosmop.	<i>S. vulgaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Euras.	<i>Setaria viridis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Paléotemp.	<i>Silene conica</i> (intr.)			+		+						
Euras.	<i>S. Otites</i> (intr.)			+								
Paléotemp.	<i>Solanum Dulcamara</i>			+					+	+		
Circumbor.	<i>Solidago virga-aurea</i>							+	+	+		
Subcosmop.	<i>Sonchus oleraceus</i>	.	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Europ.	<i>Stachys annuus</i>								+	+	+	+
S et Centreur.	<i>St. rectus</i>								+	+		
Subcosmop.	<i>Stellaria media</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Eurosib.	<i>Taraxacum dens-leonis</i>				+				+	+		
Europ.	<i>Teesdalea nudicaulis</i> (i)			+					+	+	+	+
Paléo-temp.	<i>Teucrium Chamaedrys</i>								+	+		
Subatl.	<i>T. Scorodonia</i>							+	+	+		
"	<i>Thesium humifusum</i>								+	+	+	+
Euras.	<i>Thymus Serpyllum</i>								+	+	+	+
Europ.	<i>Tilia cordata</i>								+	+	+	+
Eurosib.	<i>Tragopogon pratense</i>								+	+	+	+
Paléo-temp.	<i>Trifolium arvense</i>								+	+	+	+
"	<i>Tr. campestre</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
"	<i>Tr. minus</i>								+	+	+	+
"	<i>Ulmus campestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Circumbor.	<i>Urtica urens</i>								+	+	+	+
Europ.	<i>Valerianella olitoria</i>			+					+	+	+	+
Euras.	<i>Verbascum Thapsus</i>			+					+	+	+	+
Europ.	<i>Veronica agrestis</i>			+				+	+	+	+	+
Euras.	<i>V. arvensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Paléo-temp.	<i>V. hederacifolia</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Circumbor.	<i>V. officinalis</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Europ.	<i>V. persica</i>	+							+	+	+	+
Euras.	<i>V. spicata</i>								+	+	+	+
"	<i>Vicia angustifolia</i>								+	+	+	+
Subcosmop.	<i>V. hirsuta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Europ.	<i>V. lathyroides</i>			+					+	+	+	+
Euras.	<i>Vincetoxicum officinale</i>								+	+	+	+
"	<i>Viola hirta</i>								+	+	+	+
" (cultiv.)	<i>V. hortensis</i>	+	.						+	+	+	+
"	<i>V. silvestris</i>								+	+	+	+
Médit-Atl.	<i>Vulpia longiseta</i>							+	+	+	+	+

V. — COMPARAISON DES PEUPELEMENTS

On ne peut, du point de vue phytosociologique, étudier un peuplement que par comparaison avec d'autres, les uns sur des substrats aussi semblables que possible permettant de définir des *caractères communs* à la végétation qui peuple ces substrats, les autres dans des conditions écologiques variées, afin de déterminer les *caractères originaux* du peuplement. Que ces caractères soient qualitatifs (par exemple floristiques) ou quantitatifs (spectre biologique...), les plus intéressants sont évidemment ceux qui sont à la fois communs à tous les terrains de même nature, et originaux par rapport aux autres terrains.

Les parcelles étudiées ont en commun certains facteurs édaphiques (faible teneur en eau); topographiques (sol plat), microclimatiques (forte insolation, situation semblable au sein du même mésoclimat). Toutes les espèces observées préfèrent ou tolèrent ces conditions écologiques, dont l'influence ne pourra donc pas être étudiée. Les facteurs différentiels, qui ont pu avoir une influence sur le peuplement, permettent de distinguer les groupes suivants :

A. D'après le sol :

1) C, SNCF-C et LC :

— *facteurs communs* : substrats calcaires artificiels riches en éléments grossiers, rigoureusement identiques.

— *différences* : aire, environnement, faibles écarts d'insolation.

2) C et A :

— *facteurs communs* : substrats riches en calcaire, artificiels, aire et environnement identiques.

— *différences* : teneur en argile, en cations, faibles différences dans la teneur en eau et le microclimat (cf. p. 215 et suiv.).

3) J1 et J2 :

— *facteurs communs* : sol de même nature, même aire, microclimat et environnement ; nombreuses semences dormantes.

— *différence* : saison du début de peuplement.

Ce groupe peut être rapproché des parties de F occupées par le groupement à *Medicago minima* et *Muscari comosum* : même sol léger et peu calcarifère, à important stock initial de semences.

4) S, H et LA :

— *facteurs communs* : sols acalciques acides.

— *différences* : S est sans humus, mobile, sans stock initial de semences ; son sol est clair ; LA est différent par l'aire et l'environnement.

5) Terrains artificiels (pas d'humus, pas de stock de semences) opposés aux terrains naturels.

B. D'après des caractères non édaphiques :

Nous pouvons distinguer trois groupes de même environnement, et, souvent, de même aire :

parcelles du Laboratoire,

« SNCF,

« L.

Nous pourrions donc étudier tous ces groupes et tenter ainsi de définir les caractères floristiques qui résultent des facteurs considérés. Mais ce procédé nous entraînerait à des redites, puisque ces diverses influences s'exercent sur les mêmes populations. D'autre part, seul, le groupe des terrains « calcaires » présente des substrats vraiment identiques ; les autres peuvent différer par des facteurs que nous ignorons, aussi complètes que soient les analyses. C'est donc ce groupe qui sera étudié le plus en détails.

Cette première comparaison nous permettra de hiérarchiser l'importance des différents facteurs connus ; nous verrons que *l'environnement est le facteur capital*. Nous serons alors amenés à comparer les groupes de même environnement, afin d'éliminer autant que possible, dans chaque groupe, cette influence.

Les conclusions de ces comparaisons seront surtout d'ordre auto-écologique : comme nous le verrons, il est impossible de trouver des groupes d'espèces ayant des exigences ou des tolérances (c'est-à-dire un « comportement ») identiques. Pour obtenir une vue d'ensemble sur tous nos peuplements, il sera donc nécessaire de faire une *comparaison quantitative*.

A. — Comparaison des peuplements sur calcaire (C, SNCF, LC).

1. — ESPÈCES « CARACTÉRISTIQUES ».

La comparaison de l'ensemble des terrains montre que C ne renferme *aucune espèce spéciale*. Sur les deux autres terrains, les espèces suivantes sont localisées (+ : espèces qui se sont maintenues) :

sur SNCF-C :

+ <i>Brunella vulgaris</i>	+ <i>Solanum Dulcamara</i>
+ <i>Mycelis muralis</i>	+ <i>Stachys rectus</i>
+ <i>Potentilla Fragariastrum</i>	+ <i>Tilia cordata</i>

sur LC :

+ <i>Cirsium arvense</i>	+ <i>Picris hieracioides</i>
+ <i>Lagoseris sancta</i>	+ <i>Polygonum aviculare</i>
+ <i>Linum catharticum</i>	+ <i>Stachys annuus</i>
+ <i>Lithospermum officinale</i>	+ <i>Viola hirta</i>

sur SNCF-C et LC :

+ <i>Brachypodium silvaticum</i>	+ <i>Geranium Robertianum</i>
+ <i>Cirsium lanceolatum</i>	+ <i>Plantago major</i>

Enfin, quelques plantes ont persisté sur les parcelles calcaires, alors qu'elles disparaissaient rapidement (sans fleurir) sur les autres terrains :

+ <i>Acer campestre</i> (SNCF-C)	+ <i>Anthericum ramosum</i> (SNCF-C)
+ <i>A. platanoides</i> (C)	+ <i>Rubus fruticosus</i> (C)
+ <i>Acer Pseudoplatanus</i> (les 3)	+ <i>Viola hortensis</i> (C)

Ces dernières sont particulièrement intéressantes ; non seulement elles ont pu se développer sur les parcelles « C », mais elles ont bien été éliminées sur les autres terrains.

Quelle est la valeur caractéristique de ces espèces ? Deux critères peuvent nous guider : leur comportement sur les parcelles « C » et ce que nous savons par ailleurs sur leur écologie.

On constate que 8 de ces plantes, apparues par pieds isolés, ne se sont pas maintenues ; aucune des autres n'a eu d'expansion notable et seul *Brachypodium silvaticum* a été à la fois vigoureux et assez abondant sur SNCF-C (alors qu'il disparaissait sur LC). Aucune de ces espèces ne paraît donc apte à coloniser spécialement les substrats calcaires arides et riches en éléments grossiers.

Les travaux de divers auteurs (Allorge, 1921-22, Lemée, 1937, Jovet, 1949, etc...) permettent de classer les espèces précédentes d'après leur xérophilie et leurs affinités pour les sols calcaires, au moins dans le Bassin

Parisien. Certaines sont des *héliophiles de friches* ; les unes sont indifférentes :

Plantago major

Polygonum aviculare (1)

mais d'autres sont plus fréquentes sur sol calcaire :

Cirsium arvense

Lagoseris sancta

C. lanceolatum

Picris hieracioides

Deux espèces sont presque toujours localisées sur les *moissons arides calcicoles* ou les *pelouses rocailleuses* : *Stachys annuus* et *St. rectus*. Cette dernière est considérée par Allorge comme une élective de cette dernière station, dont *Anthericum ramosum* serait une exclusive. Cette Liliacée, spéciale à SNCF-C, fréquente cependant aussi les pelouses ombragées des prébois (Gaume, 1928, etc...) mais toujours sur sol calcaire.

D'autres plantes tolèrent l'éclairage solaire direct, mais sont des silviques préférantes, particulièrement répandues dans les bois sur calcaire :

Acer campestre (2)

Mycelis muralis

Brachypodium silvaticum

Viola hirta

il n'est donc pas étonnant de les trouver surtout sur SNCF-C, parcelle légèrement ombragée. *Geranium Robertianum* a une écologie semblable, mais, nitratophile (Lemée, 1937), n'a pu se maintenir.

La présence de *Solanum Dulcamara* peut surprendre, cette plante étant surtout répandue dans les bois humides (Allorge, Lemée...), mais P. Jovet, 1949 l'observe sur les pelouses calcaires les plus sèches du Valois (*Festucetum, Seslerietum*..., p. 137).

Acer Pseudoplatanus, *Brunella vulgaris*, *Potentilla Fragariastrum*, *Tilia cordata* sont indifférentes au sol (calcaire, humidité) et à la valeur de l'intensité lumineuse (3).

On remarquera :

1) que six au moins de ces plantes, ubiquistes, auraient pu se développer sur plusieurs des autres parcelles ;

2) que les espèces les plus spécialisées ont eu une expansion faible ou nulle. Pourtant, certaines au moins peuvent se trouver sur des graviers ou des rochers fissurés nus (*Stachys rectus*, par exemple) ; l'absence de sol n'explique pas leur rareté, d'autant plus que des espèces bien plus exigeantes à ce sujet (*Brachypodium silvaticum*) se sont développées en touffes vigoureuses. D'ailleurs, la végétation de la parcelle C montre que le peuplement peut être rapidement dense sur un tel substrat.

2. — ESPÈCES « CONSTANTES » SUR LES PARCELLES C ET VIVANT SUR D'AUTRES TERRAINS.

Les plantes qui vivent sur l'un des terrains calcaires montrent par là qu'elles supportent les conditions qui leur sont offertes. Si elles vivent aussi sur d'autres parcelles, elles peuvent y avoir une évolution différente. Mais les variations de fréquence ou d'abondance qu'elles présentent

1. Certainement aussi le *Viola hortensis*, cultivé sur tous terrains.

2. BRAUN-BLANQUET et FUKAREK, 1955, la considèrent comme indifférente. Dans la liste qu'ils ont établie à propos de la forêt de St-Guilhem, les plantes paraissent classées d'après leur possibilité absolue d'être ou non sur le calcaire sans aucune considération statistique. Cela explique certainement quelques divergences entre mes conclusions et les données de cette liste.

3. L'écologie de *Rubus fruticosus*, isolé sur C et fugace sur LA, ne peut être précisée, l'espèce exacte n'ayant pu être déterminée.

au cours de l'évolution des peuplements ne sont pas forcément significatives : elles peuvent être dues à la concurrence d'autres espèces, ou même au hasard. Je me limiterai donc aux plantes qui se trouvent dans les trois terrains « C » (à la rigueur dans deux seulement) et qui ont présenté, sur ces terrains calcaires, une évolution nettement semblable, alors que sur les terrains non calcaires, leur « comportement » a été absolument différent.

A. Espèces communes aux trois parcelles « C ».

Quinze espèces ont eu un développement normal sur les trois terrains. Parmi elles, la plupart des annuelles ont évolué de façon différente, sans rapport évident avec la nature du sol.

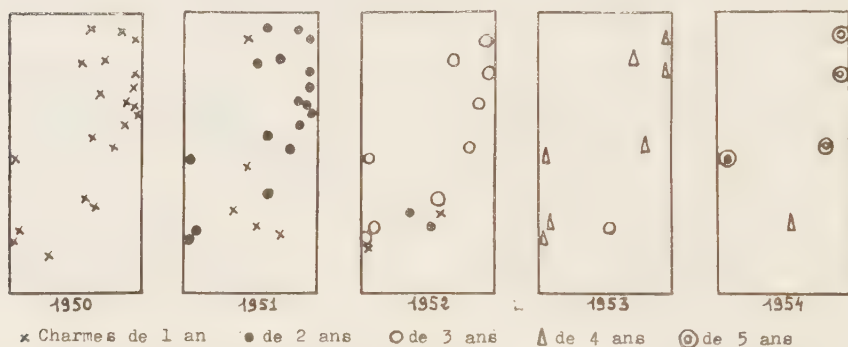
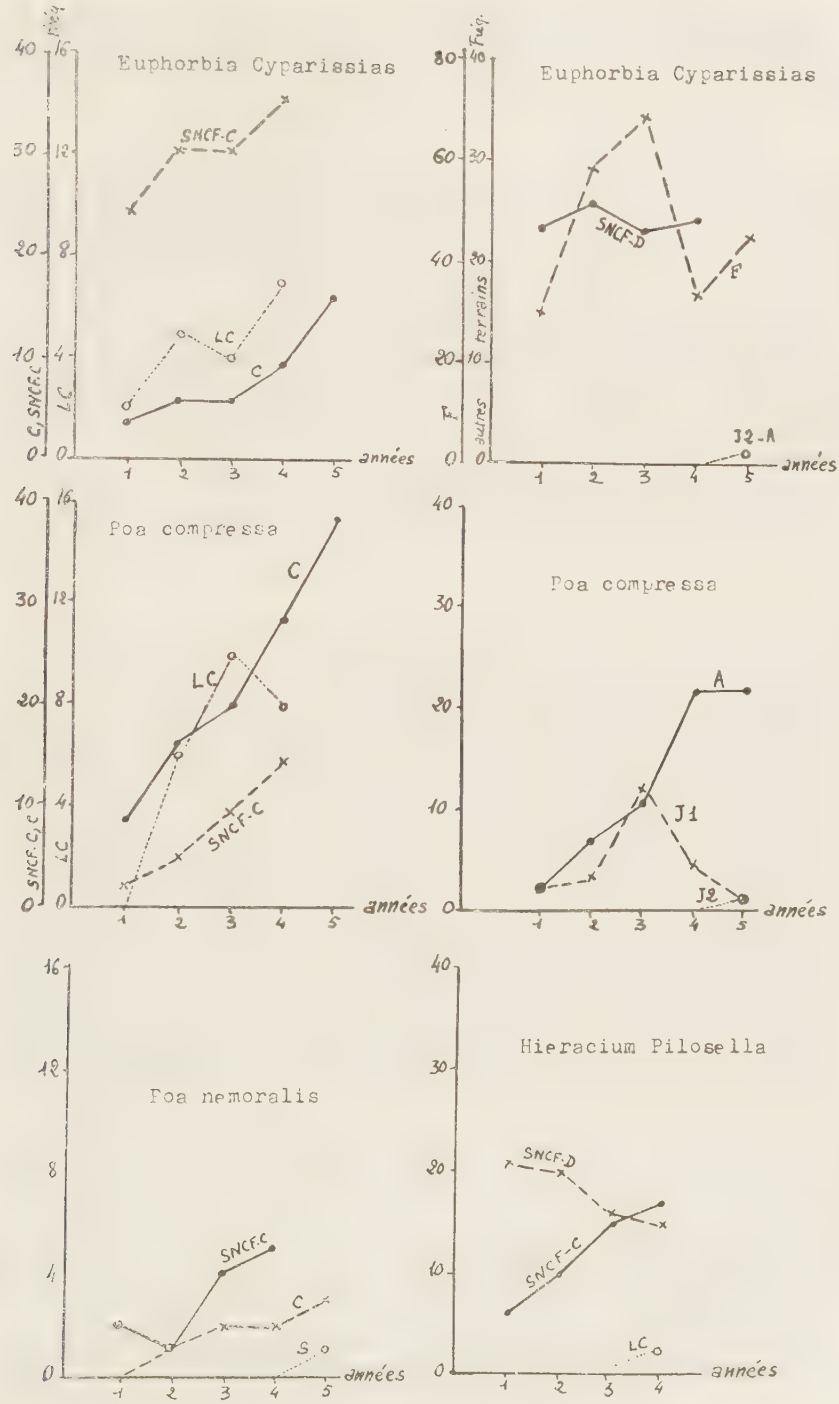


FIG. 37. — Persistance des semis initiaux de *Carpinus Betulus* sur la parcelle C.

Les arbres sont représentés par *Acer Pseudoplatanus* et *Carpinus Betulus*. La première a déjà été citée : c'est donc à la fois une espèce spéciale et constante sur les parcelles calcaires. Comme elle est incontestablement indifférente au substrat, les causes de sa disparition sur les autres parcelles ne sont pas édaphiques. Le Charme s'est aussi développé sur H : il n'est donc pas absolument lié au substrat calcaire. Or, dans tous les cas, les relevés sur plan ont montré que le maintien de ces arbres ne résulte pas de réensemencements, mais de la persistance des semis initiaux (fig. 37). A peu près toujours, ce sont les germinations de la première année, plus rarement celles de l'année suivante, qui persistent dans le peuplement « final ». Parfois, le nombre de germinations augmente encore par la suite, mais les nouvelles venues sont éliminées pour la plupart : leur implantation est probablement en rapport avec l'étendue des espaces vides.

FIG. 38. — Espèces à progression marquée sur les terrains calcaires. Pour *Euphorbia Cyparissias* et *Poa compressa* : à gauche, terrains calcaires identiques, à droite, autres terrains. *Poa nemoralis* progresse sur deux terrains calcaires et apparaît tardivement sur S ; il est absent des autres terrains. *Hieracium Pilosella* progresse sur SNCF-C et régresse sur SNCF-D ; elle est apparue tardivement sur LC, mais sa progression sur SNCF-C indique qu'elle pourra coloniser LC.



Parmi les *herbacées vivaces*, certaines ont un comportement différent sur les parcelles « C », et une évolution semblable sur des substrats différents. Ce sont :

Cerastium cespitosum
Medicago Lupulina

Senecio Jacobaea

L'observation des plantules et jeunes rosettes de ces espèces montre leur fréquence beaucoup plus grande dans le peuplement herbacé déjà constitué. Ce sont des prairiales méso-xérophiles non spécialement liées au calcaire (1). Peut-être en est-il de même pour *Sanguisorba minor*, apparue sur C au sein d'un peuplement dense.

Deux herbacées vivaces ont progressé sur les terrains « C » beaucoup plus rapidement que sur les autres : *Euphorbia Cyparissias* et *Poa compressa* (fig. 38). Ces deux espèces sont donc particulièrement aptes à coloniser activement les terrains caillouteux calcaires ; leur écologie ne semble cependant pas exactement identique : le terrain A, argilo-calcaire, très compact, est assez favorable à *Poa compressa*, mais non à l'*Euphorbe* (2).

L'*Hypericum perforatum* a progressé sur des parcelles de nature très différente (H, S) comme sur les terrains calcaires (3).

B. Espèces communes à deux parcelles.

Une seule a présenté une évolution comparable sur C et SNCF-C : *Poa nemoralis* (fig. 38). Les espèces communes à C et LC sont isolées et sans importance dans les peuplements calcaires. Parmi les quinze plantes existant à la fois sur SNCF-C et LC, deux seulement ont eu une évolution parallèle et originale : *Hieracium Pilosella* (fig. 38), qui semble préférer les parcelles calcaires et *Molinia caerulea*, dont l'implantation y a été au contraire plus tardive et plus lente (4).

On voit donc que les espèces les plus caractéristiques, au sens habituel du terme, sont d'importance très faible, tandis que trois espèces, considérées habituellement comme polyéciques, mais constantes, des pelouses et friches calcaires (Allorge, Laurent, Guyot, Jovet...) : *Euphorbia Cyparissias*, *Hieracium Pilosella* et *Poa compressa*, présentent le maximum de dynamisme sur les parcelles arides et calcaires. Ces « préférantes » ont donc beaucoup plus d'importance que les premières dans la constitution du tapis végétal, et dans son évolution.

Si l'on peut ainsi reconnaître quelques caractères communs aux peuplements sur calcaires, il s'en faut de beaucoup que l'identité des conditions édaphiques suffise à y déterminer l'apparition d'une végétation de composition floristique tellement semblable que l'on puisse la rattacher à une

1. Le *Cerastium cespitosum* s'est bien développé sur C et H. La calcifugie de cette espèce sur F en 1952 (p. 181) n'est qu'apparente ; elle tient au fait qu'elle fuit les aires à Héliantheme (cf. p. 33 et fig. 9, p. 34).

2. Cf. aussi tableau 28, p. 176, 30, p. 181, 31, p. 184, 33, p. 189, où le calcul statistique montre que, sur F, *Euphorbia Cyparissias* est nettement calcicole, et fuit les pH < 7,0.

3. Cf. les tableaux statistiques de F (note préc.) selon lesquels *Hypericum perforatum* est indifférent à la calcimétrie et présente un optimum entre pH 7,0 et 7,5. Cela explique peut-être que son maximum de fréquence soit plus élevé sur les parcelles « J » que sur « C », où pourtant il est arrivé dès le début du peuplement (v. p. 227).

4. Parmi les autres, *Ajuga genevensis* est assez nettement calcicole et basiphile (voir peuplement F). Assez bien développée sur LC, médiocrement sur SNCF-C, cette espèce semble très sensible à la concurrence. D'ailleurs, elle ne se trouve pas à son optimum sur ces deux parcelles, dont le sol est probablement trop compact.

même association. En effet, sur les 125 espèces ayant eu un développement complet sur l'une au moins des parcelles calcaires, 15 seulement étaient communes aux trois terrains, 2 à C et LC, 3 à C et SNCF-C, 15 à LC et SNCF-C. Le coefficient de communauté est donc :

- 19 % entre C et SNCF-C
- 25 % « C et LC
- 37 % « LC et SNCF-C

valeurs faibles comparées à celles du même coefficient :

- 41 % entre SNCF-C et D
- 50 % entre C et H

parcelles à édaphisme absolument opposé.

Quelles sont les causes de cette diversité ? Les substrats étant identiques, les différences peuvent tenir au sous-sol, au microclimat, à l'étendue des parcelles, enfin à l'environnement.

Dans les trois cas, le sous-sol intervient certainement peu : son influence est nulle sur les germinations et les implantations nouvelles ; sa teneur en calcaire, plus forte sur SNCF-C, n'a certainement aucun rôle étant donnée la nature du substrat superficiel ; partout il est très sec et filtrant, comme le montre l'égale abondance des xérophytes dans la végétation naturelle qui entoure les trois parcelles.

3. — INFLUENCE DU MICROCLIMAT.

Il est difficile de donner des précisions à ce sujet, par suite de l'impossibilité de laisser sur place des instruments enregistreurs ou de faire simultanément des mesures sur les trois terrains. Nous savons qu'il existe entre eux de faibles différences d'insolation, la parcelle SNCF-C étant légèrement ombragée en fin de journée. C'est certainement à cette circonstance que l'on doit l'abondance sur SNCF-C de deux plantes du prébois de Chêne pubescent : *Geranium sanguineum* et *Peucedanum Oreoselinum* (Gaume, 1928). Mais ces espèces, qui supportent parfaitement dans le Bassin parisien l'éclairage solaire direct, sont ici accompagnées de xérophiles et héliophiles beaucoup plus exigeantes (*Pulsatille*...). D'autre part, il est d'observation courante que des différences plus considérables d'éclairement peuvent exister entre deux pelouses calcaires voisines, sans entraîner de grands écarts entre leurs peuplements. C'est ainsi que, si nous calculons le coefficient de communauté entre les relevés donnés par Allorge, 1921-22, pour la pelouse calcaire à *Festuca duriuscula* et *Sesleria*, nous obtenons les résultats suivants :

Sur craie, entre n° 3 (exp. S) et 4 (exp. W, forte pente) : 43 %.

Sur craie, entre n° 6 (pente moyenne NW) et n° 10 (pente moyenne S) : 38 %.

Sur calcaire grossier, entre n° 27 (pente moyenne S) et n° 28 (pente forte N) : 39 %.

A titre de comparaison, pour des substrats et des pentes identiques, nous avons un coefficient de 42 % entre les relevés 2 et 3, et de 51 % entre les relevés 7 et 9.

On voit que les variations d'exposition (pour des pentes accentuées, c'est-à-dire entraînant des variations notables de la durée d'éclairement), n'abaissent que peu la valeur du coefficient de communauté, qui reste supérieur à celui de nos parcelles « C ».

Le microclimat particulier de chaque parcelle n'est donc pas la cause essentielle des différences importantes qui existent entre les peuplements « C ».

4. — INFLUENCE DE LA SURFACE D'EXPÉRIENCE.

Il est classique de considérer, à la suite des travaux de P. Jaccard, 1902, J. Braun-Blanquet, 1913-1932, etc... que la richesse d'une population végétale est fonction de la surface et que, pour qu'un groupement bien défini puisse se développer en un lieu donné, il faut qu'il ait à sa disposition une *aire minimum*, variable suivant l'association végétale considérée. Je ne reviendrai pas sur la discussion de cette notion, qui a été faite en particulier par Pavillard, 1935. En fait, on rencontre souvent, dans les groupements végétaux *herbacés*, des individus d'associations *complets* sur de très faibles surfaces, de l'ordre du m², dans les groupements des pelouses sèches, ou dans les microtourbières de pente comme celles qui marquent le niveau de l'argile de Laon au N du Bassin tertiaire parisien (Jouanne, 1925-29, MB, 1949, etc...).

Les surfaces sont ici de 3,1 m² pour C ; 16 m² pour LC ; 40 m² pour SNCF-C. Si nous admettons que les semences sont apportées en quantités équivalentes par les agents de dissémination, il semble que les surfaces les plus grandes vont recevoir le plus grand nombre d'espèces différentes.

Or que constatons-nous ? Le terrain SNCF-C est bien le plus riche, avec 72 espèces à développement complet, dont 39 lui sont particulières (par rapport à C et à LC). La parcelle LC ne renferme que 44 espèces, dont 12 spéciales. Mais C, d'aire 5 fois plus petite, présente 57 espèces, dont 37 spéciales, c'est-à-dire presque autant que SNCF-C. Les autres parcelles du Laboratoire, de même surface, ont porté presque autant d'espèces.

La parcelle de beaucoup la plus pauvre est donc celle de 16 m² et les différences de peuplement entre les trois terrains ne sont probablement pas en rapport avec les différences de surface. On aboutirait aux mêmes résultats en comparant les peuplements initiaux, ou ceux de n'importe quelle année (1).

5. — INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT.

Nous avons vu en étudiant le peuplement de chaque parcelle que la presque totalité des espèces apparues se trouvait au voisinage immédiat des terrains étudiés. Nous constatons d'autre part que les parcelles C et SNCF-C sont entourées d'une végétation variée et riche où abondent les calcicoles xérophiles, tandis que LC est enclavé au sein d'une lande à flore calcifuge prédominante : elle est la seule pauvrement peuplée.

Naturellement, le sol exerce une sélection et peut-être deux terrains voisins de nature très différente auront-ils peu d'espèces en commun ? C'est vrai pour LA et LC (16 espèces en commun) : mais les deux parcelles SNCF en ont 42, C et H : 35, enfin C et S : 38.

La comparaison de toutes les parcelles a montré que les espèces spéciales aux terrains calcaires sont peu nombreuses, peu abondantes et presque toutes peu caractéristiques au sens habituel du terme. Examinons maintenant le cas des espèces qui, tout en étant présentes sur plusieurs parcelles, n'existent que sur un des terrains calcaires.

1. AUBERT, 1944, trouve dans des prairies humides de la vallée de Joux : 30 espèces dans trois stations de 100, 100 et 200 m² ; 45 espèces dans une station de 6.000 m².

a) *Espèces existant sur C, absentes de LC et SNCF-C.*

Elles sont au nombre de 35 (plus 2 introduites). On constate que toutes étaient de l'environnement immédiat de C, et ont participé à au moins un autre des peuplements du laboratoire. Parmi elles, 10 se sont introduites sur LA ou SNCF-D.

A l'exception de trois espèces, *Agrostis interrupta*, *Hypochaeris glabra*, *Luzula campestris* dont la fréquence sur C a été faible, les autres ont montré par leur multiplication vigoureuse qu'elles sont bien adaptées au substrat calcaire. L'absence de ces plantes sur LC et SNCF-C indique donc qu'elles n'y sont pas arrivées.

Pourtant, ces espèces ont été présentes sur les parcelles LA et SNCF-D contiguës aux terrains calcaires (tableau 38). D'où viennent leurs semences ?

TABL. 38 - Espèces existant sur C, absentes des autres terrains calcaires et présentes sur:								
(Les nombres indiquent les fréquences.) Année :	LA				SNCF-D			
	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>Bromus mollis</i>			1					
<i>Br. sterilis</i>					1	1	1	
<i>Myosotis collina</i>					1	.	1	
<i>Senecio vulgaris</i>		1			2	3	4	
<i>Stellaria media</i>		1						
<i>Trifolium campestre</i>					2			
<i>Veronica arvensis</i>				2	1	.	2	

Les quatre espèces de LA retenues (tabl. 38) ont leurs porte-graines, abondants, éloignés de 30 à 100 m (cf. p. 163 et 151). Même si nous admettons qu'aucune de ces plantes ne venait de semences « dormantes », les graines émises à cette distance ont été très rares, puisque :

- LC n'en a pas reçu,
- 1 ou 2 individus de chaque espèce sont seulement apparus,
- ils ne sont apparus qu'une fois en 4 ans (alors qu'il subsistait des espaces libres favorables à leur germination).

Remarquons que ces plantes ne se sont pas multipliées en LA, bien que le milieu leur convienne certainement (toutes sont des espèces banales et polyéciques) ; si elles avaient pu le faire, elles auraient alors certainement gagné LC.

En résumé, des plantes banales et abondantes, très fertiles, n'ont pu s'implanter sur un espace de 100 m², situé à plus de 30 m. Elles y ont envoyé, en 4 ans, une ou deux semences efficaces (les seules dont la présence puisse être constatée).

Les cinq espèces intéressantes du terrain SNCF-D (tabl. 38) sont apparues la première année et il peut s'agir de semences en place. Dans ce cas, il n'est pas étonnant qu'elles ne se soient pas implantées tout de suite sur SNCF-C. Cependant, si elles sont venues de l'extérieur, nous pouvons faire les mêmes remarques à leur sujet (leurs porte-graines étant distants de 8 à 100 m). Mais nous constatons surtout que ces espèces, restées peu nombreuses, n'ont pas franchi les quelques mètres qui les séparaient de SNCF-C.

b) *Espèces existant sur SNCF-C, absentes de C et LC.*

Trente-et-une espèces spéciales à SNCF-C par rapport aux deux autres

parcelles calcaires, se trouvaient cependant sur d'autres terrains. Parmi elles, 25 ont eu un développement complet sur SNCF-D, alors que 6 y manquaient :

Helianthemum nummularium
Hippocrepis comosa
Leontodon hispidus

Minuartia tenuifolia
Poa bulbosa
Verbascum Thapsus

Considérant que toutes sont des constantes des pelouses ou friches calcaires dans le Bassin parisien, et beaucoup des calcicoles préférantes, on peut être tenté de voir là un exemple net de l'action sélective des conditions édaphiques : ces plantes n'auraient pas pu s'installer sur SNCF-D, à cause de l'absence de calcaire ou de l'acidité (faible pourtant).

L'examen des autres parcelles où vivent ces plantes montre que ce n'est pas aussi simple : toutes en effet ont été rencontrées (sur F, sur H pour *Leontodon*) sur des sols décalcifiés et acides. L'étude statistique (cf. peuplement F), montre que la plupart sont simplement moins fréquentes dans ces conditions. Autour des parcelles SNCF, leurs porte-graines sont assez proches (moins de 10 m), mais peu nombreux ou par taches denses et localisées (*Helianthemum*, *Hippocrepis*). Sur SNCF-C, elles sont apparues par individus isolés, et souvent tardivement, ce qui prouve la rareté de leurs semences efficaces :

- La première année, 1 espèce, avec 3 individus,
- La deuxième année, 4 espèces, 1 à 3 individus.
- La troisième année, 1 espèce, 3 individus.
- La quatrième année, 1 espèce, 2 individus.

Il paraît donc plus conforme aux faits observés d'interpréter les différences entre les deux parcelles, pour les 6 espèces ci-dessus, comme le résultat du nombre faible de semences de ces plantes. La parcelle D leur étant écologiquement moins favorable, ces semences ont été rapidement éliminées, n'ont pas germé (ou même n'y sont peut-être pas arrivées). Mais il est probable que des semences plus nombreuses auraient permis au moins à quelques individus de subsister, puisque des calcicoles incontestables existent sur SNCF-D : *Pulsatille*, *Rosa pimpinellifolia*, *Veronica spicata*...

Parmi les espèces communes aux deux parcelles SNCF, examinons enfin le cas de *Kaleria gracilis*. Cette espèce s'est répandue librement sur la parcelle F, mais de préférence sur les parties à pH et calcimétrie élevés ; c'est nettement une calcicole (cf. p. 181 et 184). Sur SNCF-C, elle n'est apparue que la troisième année, mais sa progression a été ensuite très rapide : rien ne s'opposait à une installation plus précoce. Sur SNCF-D, elle est apparue rapidement en de nombreux points, mais a ensuite peu progressé, une forte proportion des petits individus disparaissant la dernière année. Les conditions édaphiques dans les deux parcelles ne peuvent complètement expliquer ces différences de comportement, mais, ici encore, il faut faire appel aux circonstances de la dissémination.

Le *Kaleria* est assez répandu sur toute la pelouse ; il donne sur place de nombreuses semences qui restent dormantes. Ce sont elles qui ont germé en abondance sur SNCF-D après décapage. La plante n'étant pas à son optimum écologique a régressé ensuite, concurrencée par les calcifuges ou indifférentes. Malgré son abondance relative au voisinage, la dissémination de cette Graminée apparaît difficile : sinon, elle serait apparue plus tôt sur SNCF-C et en plus grande abondance. Cette explication est confirmée par la comparaison de LA et LC : sur LA, une seule touffe de *Kaleria* est apparue la seconde année (pas de semences dor-

mantes, la plante n'existant que sur quelques taches calcarifères à 5 m au moins); cette touffe est restée unique (substrat alcalique et acide); enfin, la plante n'est pas encore apparue sur LC, ce qui confirme son faible pouvoir de dissémination.

On voit combien la simple comparaison de la fréquence ou de l'abondance de cette Graminée sur nos terrains pourrait conduire à des conclusions erronées quant à son écologie, et l'importance que présente pour l'évolution du peuplement la composition floristique de la végétation immédiatement voisine, des distances de plus de 10 m étant rarement franchies par la plupart des espèces herbacées, même les anémochores à semences les plus légères. C'est ainsi que les espèces suivantes, répandues sur les pelouses du Laboratoire à des distances de C comprises entre 15 et 50 m, n'y sont pas apparues. Beaucoup pouvaient y vivre, puisqu'elles sont apparues sur un (—) ou deux (+) terrains calcaires :

+ <i>Agrostis alba</i>	<i>Ophrys araneifera</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Orchis Morio</i>
+ <i>Ajuga genevensis</i>	— <i>Poa bulbosa</i>
— <i>Bromus erectus</i>	— <i>Potentilla verna</i>
— <i>Brunella vulgaris</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>
— <i>Campanula rotundifolia</i>	<i>Sedum acre</i>
— <i>Festuca duriuscula</i>	+ <i>Taraxacum Dens-leonis</i>
+ <i>Hieracium Pilosella</i>	<i>Trisetum flavescens</i>
— <i>Hypochaeris radicata</i>	— <i>Thymus Serpyllum</i>
— <i>Lotus corniculatus</i>	<i>Veronica prostrata</i> ...

Ces plantes n'ont-elles donc envoyé aucune semence sur C ? On ne saurait l'affirmer. Remarquons à ce sujet que certaines espèces ne sont apparues sur les parcelles calcaires que de façon fugace ou transitoire, alors qu'il est avéré qu'elles peuvent coloniser des sols calcaires nus : *Carex caryophylla*, *Fragaria vesca*, *Lagoseris sancta*, *Picris hieracioides* entre autres. Ces espèces étaient pour la plupart isolées sur ces terrains. Il semble donc que la dissémination n'ait été efficace que pour un nombre suffisamment élevé de semences arrivant sur le terrain en repeuplement. Si les 20 espèces de la liste ci-dessus ne sont pas arrivées sur C, ce n'est donc pas parce que aucune de leurs semences n'a pu franchir l'espace séparant la pelouse de la parcelle étudiée, mais parce qu'à cette distance l'ensemencement était trop clairsemé pour être efficace, d'autres espèces ayant envoyé d'emblée des graines en quantités considérablement plus grandes (1).

Rapprochons de ce qui précède d'autres constatations : ainsi, *Arneria serpyllifolia* et surtout *Hieracium Pilosella*, communs à moins de 100 m de LC, n'y sont arrivés que la quatrième année, *Sanguisorba minor* n'est apparu que la cinquième année sur C, alors qu'il existait à quelques mètres. Je pourrai multiplier les exemples.

On peut objecter à cela que la germination de certaines espèces n'est possible que sur un sol déjà modifié et superficiellement enrichi en matière organique (2) par un premier peuplement, ou bien dont les variations

1. Les plantes de la pelouse étant fauchées, leur fructification était assez irrégulière : diminuée, mais non annulée pour les plantes élevées, non modifiée ou même favorisée pour les plantes basses. L'arrêt du fauchage en 1953 sur une large surface, voisine des terrains expérimentaux (10 à 20 m) et renfermant les vingt espèces de la liste précédente, n'a amené sur ceux-ci aucune plante nouvelle appartenant à la végétation spontanée. D'ailleurs, un grand nombre d'espèces de la pelouse (non fauchée) entourant SNCF-C ne se sont pas disséminées efficacement sur cette parcelle.

2. Matière organique permettant le développement d'une microflore, peut-être indispensable à certaines espèces caractéristiques. Nous verrons plus loin qu'il n'en est rien (p. 265).

thermiques ou hygrométriques sont atténuées par la couverture végétale (cf. p. 218). Il suffirait alors d'une quantité de semences beaucoup moins grande pour permettre l'implantation d'une espèce déterminée. C'est sans doute vrai pour certaines espèces, en particulier celles qui ont été citées p. 208. Pour presque toutes, au contraire, il semble certain qu'une couverture herbacée dense est plutôt un obstacle à l'implantation, malgré l'avantage constitué par la présence d'un sol biologique et par l'abri. Nous en avons déjà des preuves :

— la diminution très rapide du nombre des espèces « nouvelles » sur tous les terrains (tabl. 48 et les tabl. 10 à 35 cités ci-dessous) ;

— l'importance dans le peuplement final des *premières plantes* apparues (tabl. 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 35, fig. 55) et pour certaines espèces au moins, des *premiers individus apparus* (fig. 37).

Mais un contrôle supplémentaire est apparu souhaitable et sur la suggestion de R. Ulrich, des essais de semis ont été réalisés. Le détail en est donné par ailleurs (chap. VI) ; disons tout de suite qu'ils confirment nettement les observations précédentes.

La comparaison sur 4 ans des trois parcelles calcaires nous permet donc de tirer les conditions partielles suivantes :

1° Les parcelles C, LC et SNCF-C, de nature rigoureusement identique, ont présenté certaines espèces spéciales par rapport aux autres parcelles édaphiquement différentes. Une très faible proportion de ces plantes étaient communes à 2 ou 3 de ces terrains. Toutes ces espèces ont eu un développement faible et plus de 25 % ont rapidement disparu. Bien que beaucoup de ces plantes soient des calcicoles, l'identité et l'originalité des substrats n'ont pas entraîné une identité ni une originalité comparables des peuplements « C » (1). L'absence de « sol » réel n'est pas un obstacle (les éboulis et les rochers calcaires ont une flore particulièrement riche et spéciale).

2° Les rares ressemblances ont plutôt porté sur des espèces plus banales (*Euphorbia Cyparissias*, *Poa compressa*...). Ces espèces, considérées habituellement comme ayant une large amplitude écologique, ont présenté sur les terrains « C » un dynamisme particulièrement élevé. Nous sommes conduit à considérer qu'elles sont *caractéristiques*, ce mot étant pris dans un sens différent de son sens phytosociologique habituel (Braun-Blanquet, 1932, etc.).

3° Les différences floristiques et physionomiques entre les trois peuplements « C », comparés chaque année ou dans leur ensemble, sont beaucoup plus importantes que leurs ressemblances. Les « relevés » effectués sur ces parcelles conduiraient un phytosociologue à les placer dans des associations différentes, et sans rapports étroits avec des groupements calcicoles xérophiles connus.

4° La grandeur de l'aire de chaque parcelle et les caractères particuliers de son microclimat paraissent de peu d'importance pour expliquer la diversité constatée. Au contraire, chaque peuplement est un reflet appauvri de son environnement *immédiat*, ce terme devant être pris à la lettre.

5° Nous sommes conduit ainsi à penser que les dispositifs de dissémination des végétaux sont plus spectaculaires qu'efficaces. Les chances

1. AUBERT, 1944, fait la même constatation ; quatre stations identiques de la même vallée, à faible distance et de 100 à 6.000 m², n'ont que 18 espèces en commun (sur un nombre de 30 à 45 selon les stations).

d'implantation, même sur un sol favorable, diminuent très vite avec la distance (1).

L'importance de la végétation voisine étant ainsi mise en évidence, nous devons comparer entre eux des terrains de même environnement : parcelles du Laboratoire, « L » et « SNCF ».

B. — Comparaison des parcelles du laboratoire (C, A, S, H, J1, J2).

Ces terrains étant de même surface et juxtaposés ont beaucoup de chances de recevoir les mêmes semences. Ils subissent les mêmes influences microclimatiques. Ils diffèrent par la nature de leur sol, définie p. 13 ; ces parcelles peuvent d'ailleurs être groupées de différentes façons, selon leurs caractères édaphiques communs.

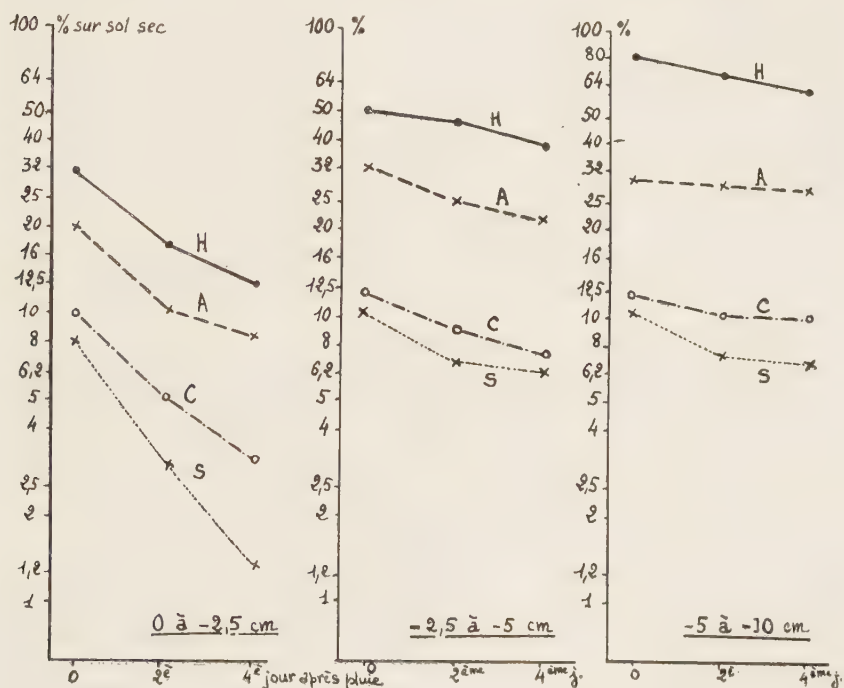


FIG. 39. — Teneur en eau des sols H, A, C, S après 11,2 mm. de pluie, selon la profondeur. Ordonnée : teneur en eau selon échelle logarithmique.

Teneurs limites après séchage à l'air : A, 4,4 % d'eau ; H, 3,3 % ; C, 1,0 % ; S, 0,4 %.

Un autre facteur édaphique a été considéré, la teneur en eau du sol en place et ses variations après la pluie. Le 22 octobre 1950, une forte pluie débutait dans la soirée et se poursuivait jusqu'au 23 vers midi ; 11,2 mm d'eau étaient tombés. La pluie précédente était de 5 mm le

1. P. GUINIER, 1955 : « Il est admis que, sauf cas particuliers, le transport des semences ne peut se produire qu'à assez courte distance. » Il semble que l'on puisse être plus affirmatif : à très courte distance, pour la plupart des espèces (non aquatiques).

14 octobre. Des prélèvements ont été faits dans les parties encore dénudées des sols artificiels, et séchés 24 h à 100°, le soir même du 23 octobre, puis de 2 en 2 jours. Les variations de la teneur en eau sont indiquées figure 39 ; la perte d'une même quantité d'eau n'ayant évidemment pas la même importance selon que le sol est encore mouillé ou très desséché, les ordonnées sont logarithmiques.

On constate que la vitesse du dessèchement en surface est d'autant plus grande que la quantité d'eau initiale (donc retenue) est plus faible. Les pertes d'eau sont évidemment moins fortes en profondeur, mais elles restent importantes en S, alors qu'elles sont très faibles en A. La pente plus forte en H montre que ce milieu retient l'eau moins énergiquement que l'argile, comme le montre aussi la teneur en eau sur sec (tabl. 1).

Les différences édaphiques (couleur, teneur en eau, compacité) (1) ont une influence relativement importante sur un facteur du microclimat : les températures du sol aux diverses profondeurs et de l'air en surface. Les températures ont été repérées pendant des périodes de 24 h, toutes les 2 h, avec les précautions indiquées par Lemée, 1937 (p. 29). Plusieurs séries de mesures ont été faites par un temps aussi clair que possible ; les différences sont de même sens, mais plus atténuées par temps couvert. Les mesures faites en octobre 1950 sont les plus intéressantes à cet égard, et aussi parce que certaines températures nocturnes ont été inférieures à 0°.

La figure 40 permet de constater les faits suivants :

a) En surface, les écarts entre les températures de l'air sont peu importants dans les minima, plus accusés dans les maxima. L'air est alors plus froid au contact de C, A et S ; sa température est de 3° plus élevée sur H.

b) Les résultats sont à peu près semblables pour la surface du sol (2 cm de profondeur). On constate que l'échauffement le plus accentué a lieu sur H (sol sombre), mais avec un certain retard (sol le plus humide). La teneur en eau influe aussi sur les minima : la température a été nettement inférieure à 0° sur S seulement.

c) A —5 cm, les écarts sont importants. S présente le minimum le plus marqué, suivi par J et A. C et H sont les moins froids. Les maxima sont plus élevés pour J, plus faibles pour A et C.

d) A —15 cm, le minimum thermique de S s'accroît : A, C et J ont des minima intermédiaires ; H est à 4°5 au-dessus de S. Les maxima sont très voisins pour H, C, S et un peu supérieurs à ceux de J et A. Les écarts thermiques à cette profondeur sont donc faibles pour H, accusés pour S.

En juillet, les différences sont de même sens et souvent de même ordre de grandeur, mais plus accentuées dans les maxima. Par exemple, la différence entre S et C à 14 h 30 est de 2° en octobre, de 5°5 en juillet.

Ces différences relativement importantes ont-elles eu une influence sur la végétation ? Rien ne permet de l'affirmer ; les rares espèces thermophiles (*Digitaria*, *Crepis setosa*) ne sont localisées ni sur les terrains les plus « chauds », ni sur les moins « froids », ni sur ceux qui présentent les écarts de température les plus faibles. *Delphinium Ajacis* a été plus abondant sur S, qui présente à —2 cm les minima thermiques les plus accusés, et manque sur H, dont les maxima sont aussi élevés que sur S. Sa localisation paraît indépendante de la température.

Les mesures précédentes concernent des sols nus. Si on les effectue

1. Les sols compacts conduisent mieux la chaleur (OBATON, 1952...) : d'où en surface un refroidissement moins accusé des parcelles C et A, et des maxima moins accusés.

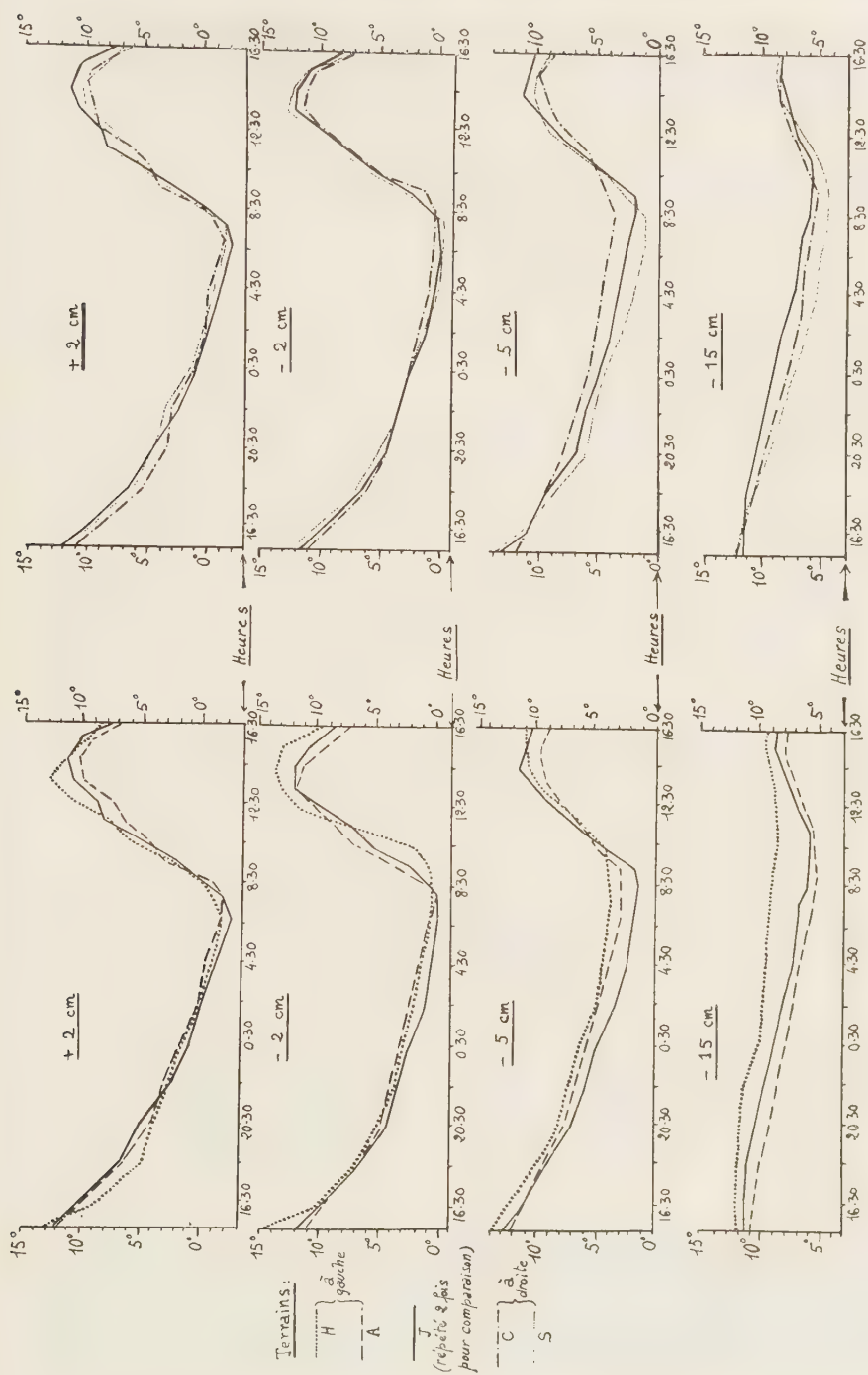
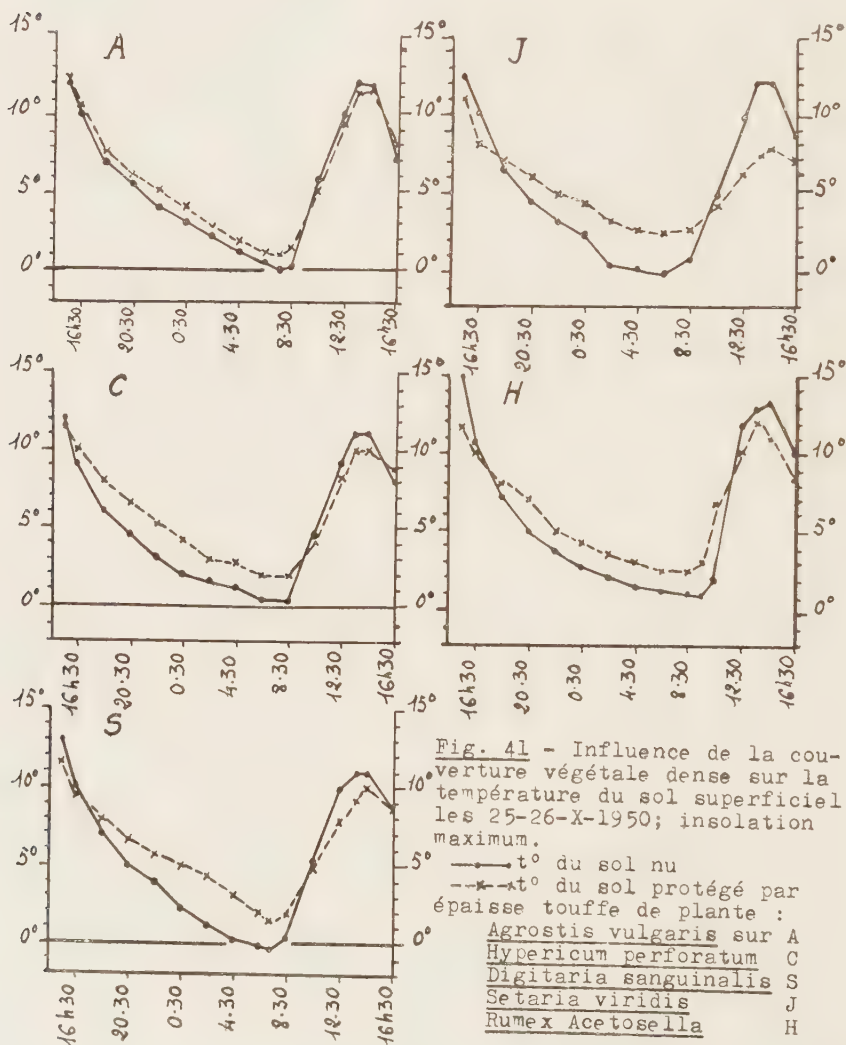


FIG. 40. — Variations thermiques des parcelles du Laboratoire les 25 et 26 octobre 1950, par ciel clair.

sous la couverture végétale dense, on constate que les variations thermiques du sol superficiel sont atténuées, mais de façon différente sur chaque parcelle (fig. 41). Le tableau 39 montre qu'il existe un certain parallélisme entre les variations thermiques sous abri et le nombre de



germinations qui y apparaissent. Cependant, il est difficile de faire la distinction entre le rôle d'abri et celui d'obstacle, joué par les premières touffes de plantes, au moins pour S où la fixation du sol semble être un facteur essentiel du peuplement (cf. p. 77 et 78).

La comparaison floristique peut porter sur les traits originaux de chaque

parcelle, ou de chaque groupe de parcelles présentant un caractère édaphique commun. Au contraire, les caractères floristiques communs à toutes les parcelles sont évidemment indépendants de leurs conditions édaphiques particulières.

TABL. 39 - Parallélisme entre l'abondance des germinations et l'écart thermique journalier à l'abri.			
Parcelle	Ecart thermique max. le 26-X-1950 (-2 cm)		Abondance des germin. (octobre 1950)
	sol nu	abrité	
A	12°	10°5	Germinations rares, même sous abri.
C	11°	8°	Germ. abondantes sous abris, très dispersées ailleurs
S	13°5	8°5	Germ. abondantes ss abris et près obstacles, nulles ailleurs
J	12°	7°5	Germ. abondantes quand couverture pas trop dense
H	12°5	10°	Germ. peu nombreuses, dispersées sauf <i>Crepis virens</i> dense

La comparaison des coefficients de communauté permet tout de suite de constater que, malgré leurs caractères édaphiques tranchés, les parcelles du Laboratoire présentent une végétation assez uniforme. Les valeurs portées au tabl. 40 sont toutes très supérieures à celles que nous avions calculées entre les terrains de même nature C, SNCF-C et LC.

C						
64	A					
52	51	S				
49,5	50	45,5	H			
50	53	55,5	48	J1		
57	67	55,5	50	70	J2	

TABL. 40 - Coefficients de communauté entre les parcelles du Laboratoire

Ici encore, ce ne sont donc pas les espèces particulières qui traduiront le mieux les particularités édaphiques des parcelles comparées.

I. — *Espèces spéciales à chaque parcelle* (par rapport aux cinq autres).

1. *Parcelle C.*

Elle a été étudiée par ailleurs. Aucune des espèces particulières, à l'exception de la plante cultivée *Viola hortensis*, n'a dépassé la fréquence 1. Aucune n'est une xérophile calcicole. Trois espèces : *Acer Pseudoplatanus*, *Acer platanoides* et *Viola hortensis*, ont été vues sur d'autres parcelles où elles ont été éliminées rapidement. Elles sont donc bien arrivées sur d'autres terrains (A, S, H, J) et leur localisation sur C n'est pas due au hasard. Elles ont été éliminées par la concurrence des espèces herbacées.

2. Parcelle A.

Centaurium umbellatum est une des rares espèces à porte-graines éloignés. Il se peut donc que son implantation initiale sur A soit accidentelle. Ce que nous savons des stations habituelles de cette plante ne peut expliquer sa localisation : c'est une compagne ou une accessoire des chênaies sèches sur silice ou calcaire et de leurs coupes ou faciès de dégradation (cf. Jovet, 1919, etc...). Sa présence sur A, où elle s'est étendue rapidement (1) malgré une arrivée tardive, prouve qu'elle n'est nullement localisée aux sols « légers ». Il existe peut-être un rapport entre la richesse de A en magnésie et potasse et la localisation de cette espèce, qui manque dans les forêts à sols très lessivés ou podzoliques (*Quercetum occidentale Ilicetosum* de Lemée, 1937, chênaies paucispécifiques de Jovet, etc...) mais les auteurs citent peu cette espèce, considérée comme banale.

Il est impossible d'interpréter la présence de pieds isolés de *Fumaria officinalis* et *Sagina apetala*. Cependant, cette dernière espèce s'est bien multipliée sur A ; elle n'est donc pas aussi psammophile et silicicole qu'on l'admet généralement (Allorge, 1922, p. 306 ; Pottier-Alapetite, 1942, p. 242 ; Jovet, 1949, p. 239...). Il est certain cependant qu'elle peut vivre sur S et J, au moins aux stades initiaux. Son absence sur ces parcelles démontre qu'elle n'y est pas arrivée ; sa localisation sur A est accidentelle.

3. Parcelle S : neuf espèces spéciales.

Cinq espèces introduites ont eu un développement normal seulement sur S : *Artemisia campestris*, *Plantago ramosa*, *Silene conica*, *S. Otites* et *Teesdalea nudicaulis*. L'étude en sera faite plus tard, mais leur présence montre déjà que rien ne s'opposait sur S à l'installation d'un *Corynephoretum* (au sens large) riche en espèces psammophiles.

Quatre autres ont été représentées par un unique individu : *Campanula Rapunculus*, *Rumex crispus*, *Valerianella olitoria* et *Veronica agrestis*. Aucune n'est spécialement psammophile ou silicicole.

4. Parcelle H : neuf espèces spéciales.

Quatre de celles-ci représentées par un ou deux individus, ont disparu sans se multiplier :

Chænorrhinum minus
Leontodon hispidus

Taraxacum Dens-leonis
Trifolium arvense

La dernière seule est une calcifuge (2), éliminée par la concurrence. Les autres vivent bien sur calcaire et ont eu un développement normal sur les parcelles calcaires de la forêt. Leur localisation sur H est accidentelle ; il en est de même pour *Molinia cærulea* (introduite involontairement) et pour *Verbascum Thapsus*, qui vit bien sur des parcelles calcaires.

Deux arbres qui ont persisté sur H, *Robinia Pseudacacia* : deux individus, présents dès la première année (cf. fig. 37) et *Quercus* sp. : 1 individu à croissance très lente, ne sont pas davantage calcifuges. Cependant, le premier a disparu des parcelles C, A et S, ce qui prouve que sa localisation sur H n'est pas due au hasard de la dissémination.

Comparons la croissance du Robinier dans les parcelles A et H (fig. 42), nous comprenons comment il a pu être éliminé de A, et non de H.

1. Sur F et SNCF-D, en apparence semblables à ses stations habituelles, elle est restée rare ; sa multiplication a été nulle sur F, très faible sur SNCF-D.

2. Tout au moins, elle est rare pour plus de 0,2 % de CO₂Ca (cf. recherches statistiques sur parcelle F).

5. Parcelle J1 : quatre espèces spéciales.

Leur absence de J2 indique déjà que leur localisation n'est pas due au sol; toutes se sont implantées tardivement (en 1951-52); la date

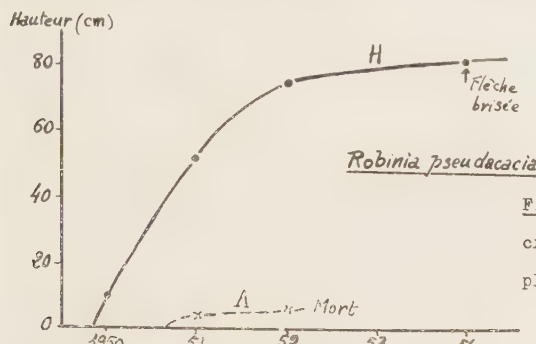
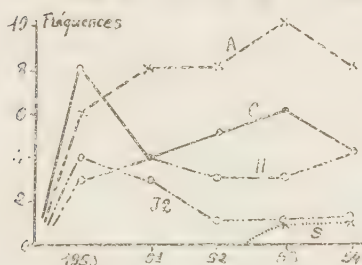
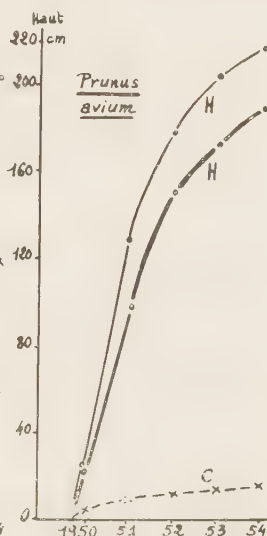
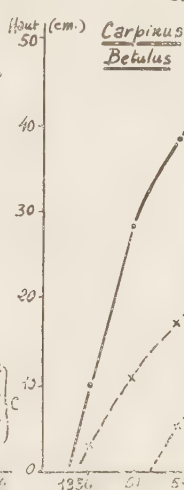
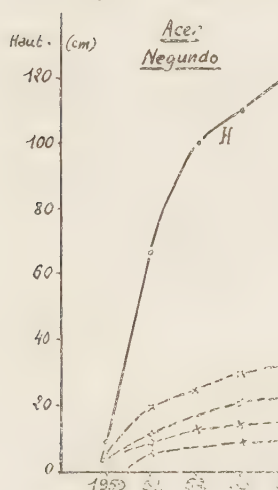
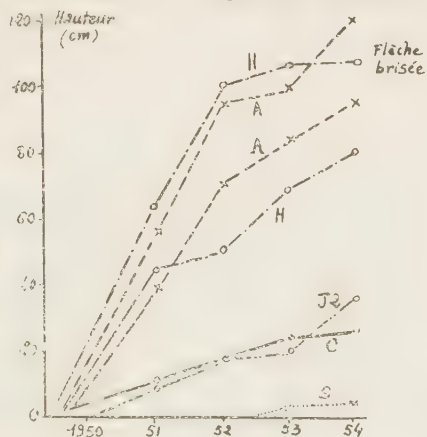


Fig. 42 — Comparaison de la croissance des arbres les plus vigoureux.



Ulmus campestris: variations de fréquence (ci-dessus) et de hauteur (ci-contre) pour le ou les 2 Ormes les plus élevés de chaque parcelle.



de la dénudation n'est donc certainement pas en cause. Ici encore, le hasard est le facteur essentiel. Deux de ces plantes (*Convolvulus arvensis*, *Odontites serotina*) sont restées isolées ; seuls *Carex glauca*, localisé mais en progression, et *Trifolium minus*, assez abondant en 1951 mais rare en 1954, ont une certaine importance. Il est prouvé que la première peut coloniser activement les sols argileux et marneux dénudés ; elle n'est pas arrivée en A ; de même, *Trifolium minus* aurait très bien pu s'implanter sur S (et naturellement sur J2).

6. *Parcelle J2* : un seul individu de *Portulaca oleracea*, plante de cultures sarclées qui a peut-être manqué sur J1 par suite de la constitution plus rapide d'un peuplement herbacé continu.

On voit que les espèces spéciales à chaque parcelle n'ont aucune valeur caractéristique ; elles ne peuvent indiquer, ni les particularités du sol, ni celles du microclimat, ni les circonstances de la mise en place dans chaque parcelle. Beaucoup ne sont représentées que par un unique individu.

II. — Espèces communes à deux des six parcelles (tabl. 41).

Si nous faisons abstraction des plantes à dynamisme négligeable, nous constatons que seule la parcelle C présente quelques affinités floristiques avec l'une des autres parcelles.

TABL. 41 - Espèces communes à deux parcelles ;
les espèces soulignées sont
seules importantes.

	C			
A	<u>Alyssum calycinum</u> Amarantus retrofl. Erophila verna <u>Hypochoeris glabra</u>	A		
S	<u>Melandryum album</u> <u>Poa angustifolia</u> <u>P. nemoralis</u>	Minuartia tenuifolia	S	
H	<u>Acer Negundo</u> <u>Carpinus Betulus</u> <u>Prunus avium</u>		H	
J1	Veronica persica		Tragopogon gr.	J1
J2				Polygonum iers. Veronica heder.

Alyssum calycinum et *Hypochoeris glabra* apparaissent donc ici comme calcicoles. C'est vrai pour la première (Duret, Guérillot, Guyot, 1944). C'est certainement inexact pour la seconde : Allorge, 1922 en fait à juste titre une préférante du *Corynephorum* ; P. Jovet, 1949 la situe dans les associations de sables à peine calcarifères à *Ornithopus perpusillus* à pH inférieur à 7. D'ailleurs, *Hypochoeris glabra* fréquente les pelouses sableuses du Laboratoire, pauvres en carbonates.

Quels sont les caractères communs qui justifient la présence sur C et S de *Melandryum album*, *Poa angustifolia* et *P. nemoralis* ? Le tableau 1 et la figure 39 montrent que seule la faible teneur en eau des deux parcelles permet de les rapprocher. Mais *Melandryum album* n'est pas tellement xérophile et *Poa nemoralis* préfère un ombrage léger ; quant à *P. angustifolia*, sa présence sur le sol rocailleux de C, où la progression de ses rhizomes est certainement difficile, est assez surprenante.

On ne voit pas non plus très bien pourquoi beaucoup d'arbres, à l'exception d'*Ulmus campestris*, ne se sont maintenus que sur H et C. D'ailleurs, la croissance de ces arbres est très différente selon les terrains (fig. 42). Le sol H se montre très favorable aux arbres, mais il est difficile de dire si le facteur décisif est la teneur en eau, en matière organique, en azote total, ou d'autres facteurs non étudiés (oligo-éléments...). Remarquons cependant que, par sa richesse en matière organique et en eau, H est certainement favorable à la survie et à l'expansion des Champignons symbiotiques des racines.

Nous pourrions citer de même de rares espèces communes à trois ou quatre terrains. Comme pour toutes les précédentes, les conclusions que nous pourrions en tirer quant à leur écologie sembleraient rigoureuses si des observations extérieures aux terrains étudiés ne venaient les contredire, démontrant que *ces espèces pourraient vivre sur les parcelles où elles ne sont pas apparues*. Nous sommes forcé d'admettre que, même sur ces terrains voisins, la distribution des semences a été très inégale (ou *inégalement efficace*). Ce qui rapproche les peuplements C et A, d'une part, C et S de l'autre, c'est probablement le fait qu'ils sont restés longtemps ouverts, alors que la densité de la végétation sur J1, J2 et H était d'emblée beaucoup plus grande, donc la concurrence plus forte. La présence d'un « sol » vrai, avec ses symbiotes et ses oligo-éléments, n'a pas donné à J1, J2 et H une flore particulière.

Il est donc plus intéressant de comparer les espèces présentes sur la totalité — ou la quasi-totalité — des parcelles. Si une plante manque sur une seule des parcelles, il est probable que ses semences y sont tout de même venues. Si nous constatons d'autre part que la concurrence n'était pas suffisante pour éliminer cette plante, nous pouvons conclure que l'espèce considérée a bien disparu pour des causes édaphiques. Si une plante est commune à tous les terrains, les différences dans son comportement pourront être expliquées de la même façon (1).

III. — *Espèces manquant sur un des terrains.*

Aucune ne manque spécialement sur C, sur S, sur J1.

On manque spécialement sur A : *Agrostis interrupta* et *Lamium amplexicaule*. La première, xérophile de sables siliceux ou calcaires (Jovet, 1949, p. 129, 135, 247) a été certainement éliminée par le sol trop compact de A. Il en est peut-être de même pour la seconde, qui semble pourtant avoir une plus grande amplitude écologique (2).

On manque uniquement sur H :

Agrostis vulgaris
Holosteum umbellatum

Medicago Lupulina
Trifolium campestre

L'absence de la première est assez surprenante, car elle est considérée d'ordinaire comme calcifuge (Jovet, 1949 ; p. 121 : pH 5,0 à 6,8). Cependant, elle semble fréquenter surtout les sols peu humifères : chemins frais ou inondés, prairies mésophiles, *Corynephoreta*, ballasts, chenaies sessiliflores, hêtraies sur sol squelettique... dans le Valois ; on la

1. Parmi les plantes absentes sur deux terrains, trois ont une signification : *Poa compressa* absente de S et H, qui est bien une calcicole (cf. fig. 38) ; *Cerastium glomeratum* et *Erodium Cicutarium*, annuelles très sensibles à la concurrence, éliminées pour cette raison des parcelles « J ».

2. Elle est considérée par SCHMITZ, 1949, comme basiphile préférante.

trouve rarement dans les landes humifères (à *Erica tetralix* ou à *Ulex nanus*) du Bassin parisien. Comme elle semble indifférente aux variations de l'humidité, qu'elle tolère un ombrage modéré, donc résiste à la concurrence des plantes élevées de H, il semble bien que seule la présence d'une quantité assez élevée de matière organique dans le sol empêche son implantation.

Holostium est une plante de sol léger, calcicole préférante, mais surtout très xérophile. Elle semble avoir mal supporté l'humidité de H et la concurrence des espèces sociales.

Medicago Lupulina est une ubiquiste des prairies mésophiles (Allorge, 1922), des clairières et coupes forestières sur calcaire et des ballasts (Jovet, 1949) ; elle se comporte comme l'*Agrostis*, mais craint davantage la concurrence (elle est peu abondante sur les terrains J1 et J2 (1)).

Trifolium campestre est sans doute absent pour les mêmes raisons, quoiqu'il semble plus tolérant vis-à-vis du sol ; il craint la concurrence, comme le montre son évolution sur les divers terrains.

Seul *Ulmus campestris* a manqué uniquement sur J2, mais les variations de fréquence et la croissance de cet « arbre » ont été très différentes selon les terrains. Les terrains « calcaires » ont présenté le plus grand nombre d'individus à développement normal, mais la croissance des Ormes a été beaucoup plus rapide sur A que sur C. Sur H, des individus très peu nombreux ont grandi rapidement. La vitesse de croissance semble donc être en rapport avec la teneur en eau du sol. On remarquera qu'il existe enfin des différences individuelles, les deux Ormes les plus vigoureux de A et de H ne présentant pas exactement la même évolution (fig. 42).

IV. — *Espèces communes aux six terrains.*

Il en existe vingt-cinq, soit plus du quart de la population totale des six terrains. Nous pouvons comparer la date de leurs maxima de fréquence, qui nous renseigne sur leur aptitude à résister à la concurrence mais surtout la valeur des maxima, qui permet de préciser l'influence du sol.

1) *Espèces indifférentes à la nature du sol.*

Ce sont d'abord quatre espèces (fig. 43-1) assez abondantes à un certain moment sur tous les terrains :

Erigeron canadensis
Vicia hirsuta

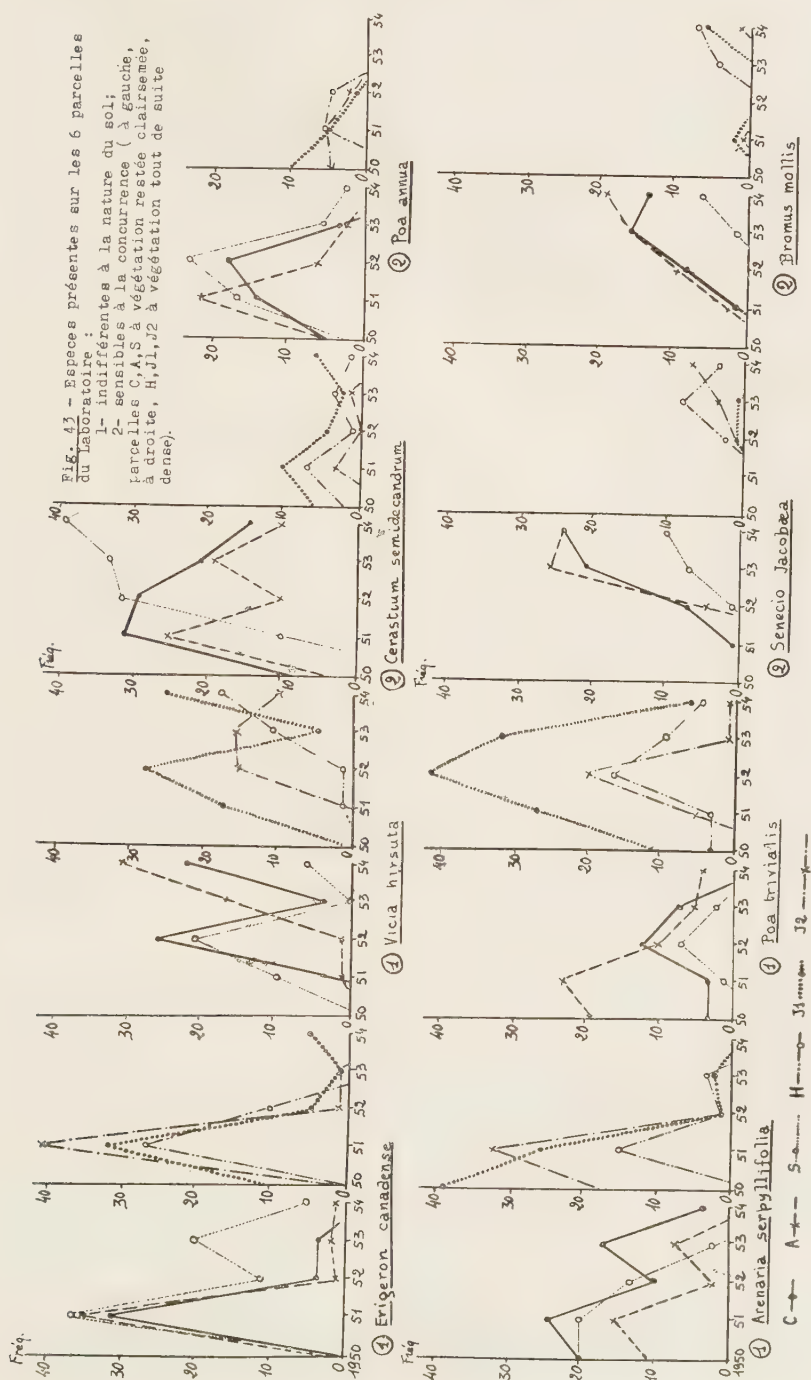
Arenaria serpyllifolia
Poa trivialis

La première est vraiment caractéristique de la deuxième année de tous les peuplements ; les similitudes sont moins nettes pour les autres plantes, mais les différences constatées entre J1 et J2 montrent que les facteurs édaphiques ne sont pas en cause. C'est ainsi qu'*Arenaria serpyllifolia* disparaît beaucoup plus vite des terrains J et H, dont le peuplement s'est fermé beaucoup plus vite (2).

La sensibilité à la concurrence semble encore plus marquée pour *Cerastium semidecandrum*, *Poa annua* et *Senecio Jacobaea* (fig. 43-2), beaucoup

1. Elle est peut-être un peu plus basiphile et calcicole. D'après SOUGNEZ, 1951, elle est nettement calcicole dans les prairies de Belgique. SCHMITZ, 1946, lui attribue les limites de pH : 6,0-7,9 avec optimum vers 7,8-7,9.

2. SCHMITZ, 1946, indique un optimum voisin de la neutralité pour la plupart de ces plantes, la plus basiphile étant *Arenaria serpyllifolia* (optimum pH 7,0-7,9). Mais ces espèces sont très largement tolérantes vis-à-vis de la réaction du sol.



plus abondantes sur les terrains artificiels C, A et S. *Bromus mollis* est peut-être dans le même cas, mais il est arrivé sur les six terrains à des dates très différentes.

D'autres espèces sont au contraire plus rares sur les sols artificiels : *Stellaria media*, *Papaver dubium* et *Hypericum perforatum* (fig. 44-1).

Ici intervient peut-être le nombre de semences en place, élevé sur J1 et J2 ; les deux dernières sont d'ailleurs moins fréquentes en H, qui ne renfermait pas leurs semences (elles y sont apparues plus tardivement). Cependant, la comparaison des courbes de *Stellaria media* montre qu'un facteur édaphique intervient aussi. Ce n'est ni la teneur en calcaire (courbes semblables pour C et S), ni l'humidité (la plante reste rare en A), mais plus probablement la teneur en azote (parmi les éléments dosés au tabl. 1, p. 13).

2) Espèces plus rares sur A et H.

Ce sont (fig. 45-1) :

Setaria viridis

Papaver Rhœas

Saxifraga tridactylites

Digitaria sanguinalis

Eragrostis minor

Vivant aussi bien sur C et sur S, elles sont indifférentes à la teneur en carbonates ; le facteur commun à A et H est la teneur en eau : ces espèces sont xérophiles ; on peut même les classer par ordre de xérophilie croissante (fig. 45-1). Toutes sont d'ailleurs aussi sensibles à la concurrence : elles caractérisent des stades initiaux, ou disparaissent plus vite sur les parcelles J et H. Enfin, remarquons l'influence nette du nombre de semences en place pour *Eragrostis*, abondant seulement sur les terrains J.

3) Espèce plus abondante sur A et H.

Une seule : *Senecio vulgaris*, demande donc une certaine humidité du sol. C'est en outre une espèce sensible à la concurrence (fig. 44-2). Notons enfin qu'il ne faudrait pas tirer des conclusions erronées de la présence de *Senecio vulgaris* sur A : nous avons vu p. 62 que cette plante n'a été abondante que dans la zone ameublie par les Fourmis. Ce n'est donc pas une espèce de sol compact ; c'est pourquoi elle disparaît vite sur A, malgré la faible concurrence.

Capsella Bursa-pastoris est une espèce qui se développe mal sur sol compact : elle est plus rare sur A (1).

4) Espèces plus rares sur S.

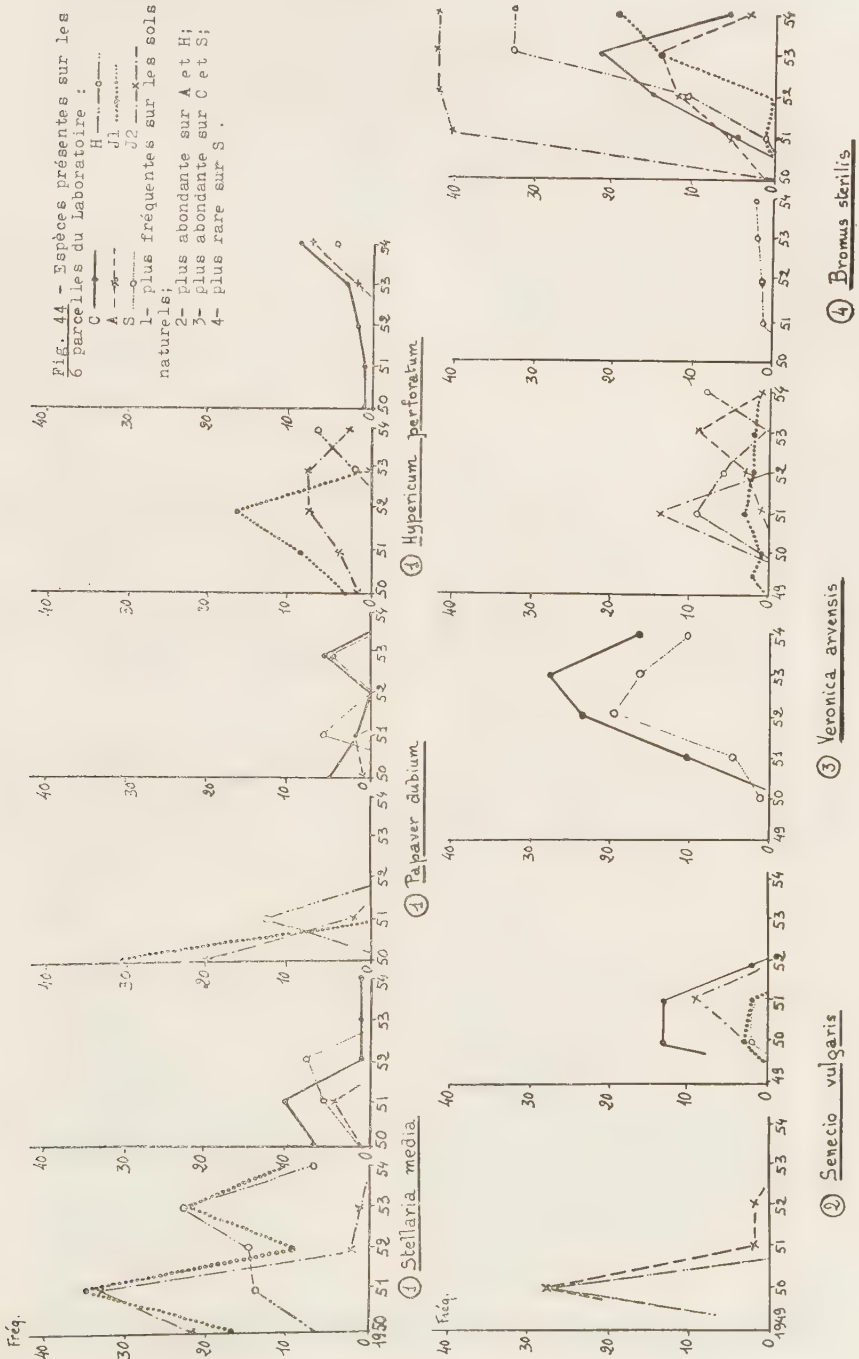
La pauvreté en substances nutritives de S n'est sensible que pour *Bromus sterilis* (fig. 44-4), *Geranium molle*, *Oxalis stricta* et peut-être *Cerastium caespitosum* (également rare en J, mais probablement par suite de la concurrence). Il ne s'agit pas d'espèces calcicoles ou de pH élevé (elles vivent bien sur H) (2) ; elles n'ont pas été éliminées par la faible teneur en eau de S (elles vivent bien sur C).

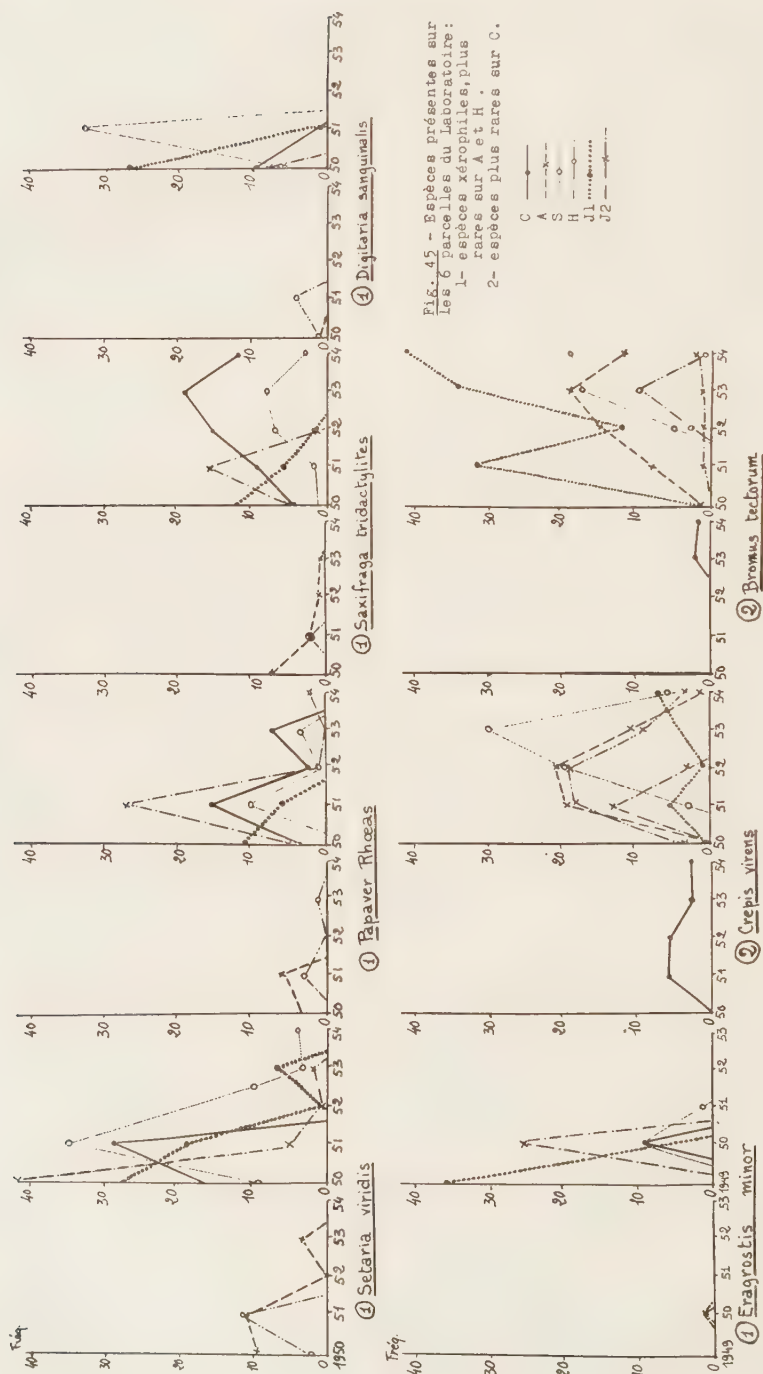
5) Espèces plus rares sur C (fig. 45-2).

Nous avons vu p. 176, 181, 184, 189..., que *Crepis virens* est une espèce très tolérante, mais qui devient plus fréquente sur les sols décalcifiés. *Bromus tectorum* présente les mêmes variations de fréquences, compte

1. Pour SCHMITZ, 1946, elle serait très légèrement acidiphile.

2. SCHMITZ, 1946 : *Geranium molle* est une nitrophile indifférente au pH, *Cerastium caespitosum* présente un optimum pour pH 6,5-6,9 et *Oxalis stricta* un optimum pour pH 4,0-5,0 : ainsi peut se justifier leur bon développement sur H. Mais, hors de leur pH optimum, ces espèces présentent une large tolérance.





tenu des hasards de l'ensemencement en J. Ces espèces n'étant pas vraiment calcifuges (elles sont abondantes sur A), elles ne peuvent donc manquer sur C qu'en raison de sa granulométrie.

6) *Espèce plus abondante sur C et S.*

C'est le cas du *Veronica arvensis*, que la figure 44-3 permet d'interpréter comme indifférente au calcaire et au pH (1), modérément xérophile (elle s'est tout de même développée sur A et H), sensible à la concurrence (mais moins que les plantes de première et deuxième années).

On voit donc que l'idée qui a servi de point de départ à ce travail n'est applicable que dans un petit nombre de cas, mais qu'elle permet de préciser l'autoécologie des espèces communes aux six parcelles. Pour la plupart des autres, l'écueil principal a été d'une part la durée limitée des observations (facteur dont l'importance sera examinée plus loin), d'autre part l'inégalité de l'ensemencement, facteur essentiel comme nous l'avons vu, et sous-estimé au départ.

C. — Comparaison des parcelles SNCF-C et D.

Ces terrains ont la même surface et sont contigus. Ils s'opposent essentiellement, nous l'avons vu, par leur calcimétrie, et naturellement leur pH (cf. p. 13-15). Mais d'autres facteurs interviennent de la même façon que sur les autres parcelles : teneur en humus (moyenne sur D, nulle sur C), couleure (sol gris-noir sur D comme sur les terrains J).

Cette opposition peut être exprimée par les coefficients de communauté, dont les valeurs sont faibles :

- 29 % en 1951
- 35,5 % en 1952
- 40 % en 1953
- 47 % en 1954

et 41 % pour l'ensemble des deux populations. On remarquera d'ailleurs que les différences ont tendance à s'atténuer avec le temps (tout en restant importantes). Au total, les deux terrains ont eu 42 espèces communes et chacun 30 espèces spéciales (par rapport à l'autre).

I. — *Espèces spéciales.*

1. à SNCF-D (° : espèces vues sur C, mais fugaces).

Classement phytosociologique et écologique :

a) Calcifuges mésoxérophiles de landes et chênaies silicicoles :

Calluna vulgaris
Erica cinerea

Rumex Acetosella
Sarothamnus scoparius

L'absence de ces plantes sur SNCF-C est tout à fait normale.

b) Psammophiles et héli-xérophiles des vides de landes sèches :

Aira præcox
Arabidopsis Thaliana
Centaurium umbellatum
Filago minima

Ornithopus perpusillus
Pedicularis silvatica
Trifolium arvense

1. Cependant, les calculs statistiques sur F indiquent un net optimum pour pH 7,0-7,5, en bon accord avec SCHMITZ, 1946 (optimum 7,0-7,4) ; mais ce même auteur montre que *Veronica arvensis* tolère jusqu'à pH 5,0.

A l'exception de la troisième, elles sont considérées comme calcifuges ; cependant, la première a été observée sur LC, avec un développement normal ; elle s'y est maintenue deux ans sans s'y étendre.

c) Xérophiles et héliophiles non calcifuges, souvent psammophiles :

Certaines sont annuelles (*Cuscuta epithymum*, *Myosotis collina*), mais la plupart sont des vivaces, capables de participer à un peuplement fermé aussi bien sur silice que sur calcaire :

Asparagus officinalis (1)
Asperula cynanchica
Carex ericetorum
Dianthus Carthusianorum

Luzula vulgaris
Potentilla Tormentilla
Sedum rupestre
Thesium humifusum

Il est certain que beaucoup de ces plantes auraient pu s'implanter sur le calcaire ; plusieurs (*Dianthus*, *Thesium*) sont des préférantes de la pelouse à *Festuca duriuscula* dans le Bassin parisien, *Carex ericetorum* considéré par Gaume, 1935 comme une psammophile calcicole, est fréquent sur les pelouses xérophiles calcaires du Laonnois, sur les abrupts rocheux des corniches lutétiennes (Jouanne, 1925-29, MB, 1952-1955). Seule, *Asparagus officinalis*, qui d'ailleurs est apparue sur deux des terrains « C » sans s'y maintenir, ne semble pas tolérer un sol compact et à gros éléments. Mais l'absence de la plupart des autres tient certainement au fait qu'elles ne sont pas arrivées sur SNCF-C.

Il en est probablement de même pour les espèces des catégories suivantes.

d) Plantes de friches, à large amplitude écologique ;

Achillea Millefolium
Bromus sterilis
Filago canescens
Oenothera biennis

Senecio vulgaris
Trifolium campestre
Veronica arvensis

Toutes ces espèces peuvent très bien vivre sur un substrat calcaire, puisque la plupart ont été vues sur C.

e) Silvatiques mésophiles indifférentes à la réaction du sol :

Epilobium montanum

Fragaria vesca (1)

d'ailleurs vite disparues.

Parmi ces trente espèces, dix-sept étaient représentées par 1-3 individus isolés. Si deux de ces dernières (*Dianthus Carthusianorum* et *Thesium humifusum*), arrivées en 1954, avaient beaucoup de chances de se maintenir, les autres ont été des accidentelles, vite disparues.

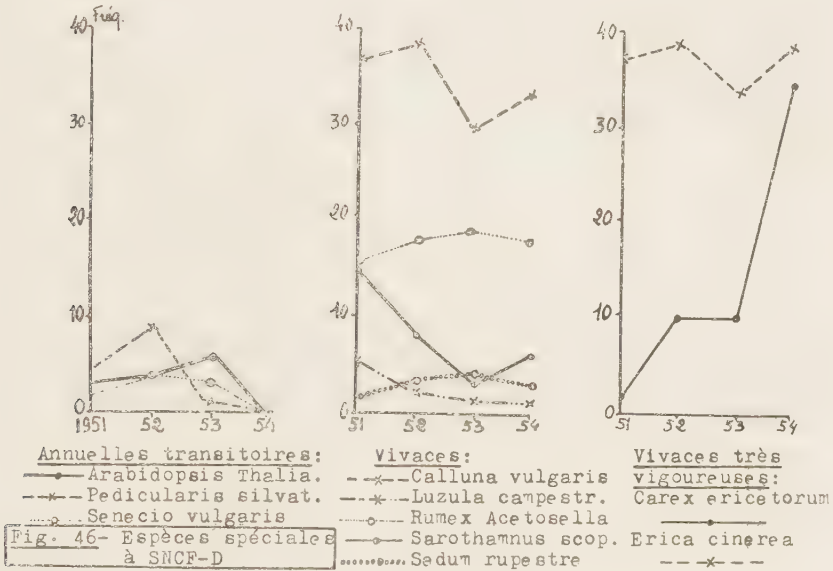
Treize espèces spéciales ont une fréquence plus élevée et souvent même sont abondantes ; nous y distinguerons (fig. 46) :

Des espèces transitoires, de fréquence maximum faible ; une seule présente un intérêt : *Pedicularis silvatica*, qui caractérise ainsi le stade pionnier antérieur à l'installation de la lande. Les autres sont des annuelles de friches, comme *Senecio vulgaris*.

Des espèces persistant dans le peuplement 1954, mais de fréquence faible, donc qui n'ont pu s'imposer et joueront certainement un rôle négligeable dans la lande constituée ; ex. : *Sedum rupestre*.

1. Fugace, c'est-à-dire disparue sans fleurir.

Des espèces de fréquence élevée dans le peuplement 1954 : ce sont des vivaces de landes sèches ; mais l'examen des variations de leur fréquence montre que chacune présente un comportement particulier : les *Éricacées*, d'emblée très abondantes, se maintiennent, avec cependant une sensible tendance à la régression chez *Calluna* ; *Rumex Acetosella* se maintient à une fréquence plus faible ; le Genêt à balais a régressé pendant que *Carex ericetorum* s'étend vigoureusement.



L'étude des variations de fréquence permet ainsi de caractériser avec une assez grande précision le dynamisme de chaque espèce spéciale (toujours par rapport à SNCF-C) au sein du peuplement en évolution ; nous constatons que deux de ces espèces : *Carex ericetorum* et *Erica cinerea* présentent le dynamisme maximum, tandis que les autres tout en ayant une vigueur normale, se maintiennent seulement ou même commencent à régresser.

2. Spéciales à SNCF-C (° : espèces vues sur D, mais fugaces).

Très peu ont eu un rôle marqué dans la physionomie du peuplement. Elles sont indiquées ci-dessous par +. On distingue :

a) Des xérophiles, calcicoles préférantes mais non exclusives :

- | | |
|-----------------------------------|------------------------|
| ° <i>Anthericum ramosum</i> | + <i>Poa bulbosa</i> |
| + <i>Helianthemum nummularium</i> | + <i>Poa compressa</i> |
| + <i>Hippocrepis comosa</i> | <i>Stachys rectus</i> |
| <i>Leontodon hispidus</i> | |

Toutes sont constantes dans les pelouses xérophiles calcicoles, en particulier aux environs de Fontainebleau.

b) Des plantes de friches récentes :

Brunella vulgaris
Cerastium cespitosum
Chenorrhinum minus
Cirsium lanceolatum
Convolvulus arvensis
Medicago Lupulina
Minuartia tenuifolia

Plantago major
Poa annua
 + *Reseda lutea*
 + *Setaria viridis*
 + *Taraxacum Dens-leonis*
Verbascum Thapsus

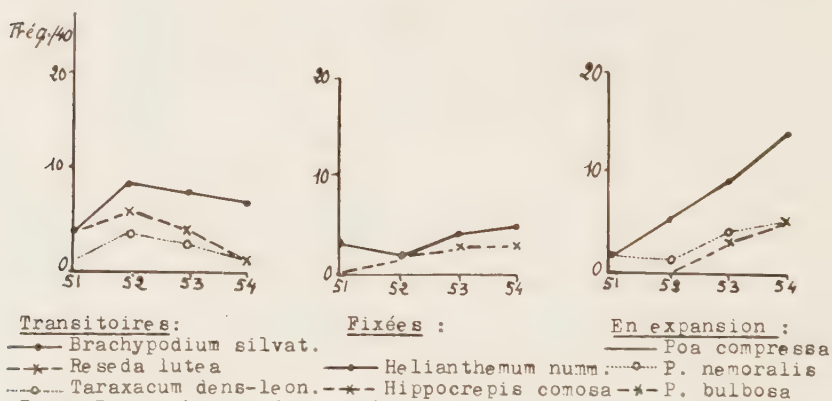
On remarquera que, d'une part, ces espèces vivent parfaitement sur sol décalcifié et se trouvent donc sur SNCF-C à la suite des hasards de l'ensemencement, d'autre part que beaucoup auraient pu s'y répandre plus largement puisqu'elles ont été abondantes sur C. Nous constatons une fois encore qu'il ne suffit pas qu'une plante arrive sur un terrain, même dénudé et édaphiquement favorable, pour qu'elle s'y répande.

c) Des silvatiques mésophiles, arbres et herbacées vivaces :

° *Acer campestre*
 + ° *A. Pseudoplatanus*
 + *Brachypodium silvaticum*
 + ° *Carpinus Betulus*
Geranium Robertianum

Mycelis muralis
 + *Poa nemoralis*
Potentilla Fragariastrum
Solanum Dulcamara
Tilia cordata

La plupart de ces plantes sont des espèces d'« humus doux » ; plusieurs au moins (*Acer campestre*, *Brachypodium silvaticum*, *Carpinus*, *Mycelis*...) sont absentes de « D » à cause du pH trop bas ou du manque de calcaire en surface.



D'après les variations de fréquence, les espèces marquantes (fig 47). se répartissent en :

- transitoires, avec maximum suivi de régression ;
- fixées, à progression faible ;
- en nette expansion ;

toutes sont vivaces et même les espèces qualifiées de transitoires, en raison de leur nette régression, persistaient en 1954. Remarquons leur fréquence relativement faible par rapport aux espèces spéciales à D.

En résumé, le nombre d'espèces spéciales est le même dans les deux

terrains, mais les plus dynamiques n'ont encore en SNCF-C qu'une importance médiocre dans le peuplement, alors qu'elles sont nettement dominantes en SNCF-D. Notons que les plantes de haute fréquence se multiplient surtout par graines sur D, par voie végétative, c'est-à-dire lentement et à plus faible distance, sur SNCF-C.

3. Valeur indicatrice de ces espèces spéciales.

Nous avons donc constaté, sur chaque parcelle, l'existence de plantes qui s'y développent plus ou moins bien, mais y sont strictement localisées. Peut-on en conclure tout de suite que ces espèces sont ainsi réparties à cause des différences édaphiques entre les deux terrains ? Dans certains cas au moins, on peut être sûr du contraire. C'est ainsi que 1, puis 2 pieds de *Veronica arvensis* ont été observés sur D, et non sur C. Pourtant, cette Véronique vit parfaitement sur un substrat identique à SNCF-C, au laboratoire. Elle manque sur cette parcelle parce qu'elle n'y est pas arrivée et non parce que le sol ne lui convient pas.

La question préalable est donc : la plante a-t-elle eu des chances sensiblement égales d'arriver sur les deux terrains ? Deux catégories sont, *a priori*, suspectes : les espèces apparues sur l'un ou l'autre terrain par très rares individus (cas de *Veronica arvensis*) et celles provenant de semences en place en D, alors que C ne pouvait évidemment recevoir de graines que de l'extérieur. Toutes ces plantes ne sont cependant pas à négliger dans la comparaison : il peut arriver en effet qu'elles se soient multipliées par graines, au cours des années suivant leur arrivée, de façon suffisamment intense pour que nous ayons la quasi-certitude que leurs semences sont bien arrivées, en quantités suffisantes, sur la parcelle voisine. C'est le cas pour les Éricacées et *Rumex Acetosella*, localisées sur D, et pour *Poa compressa* et *Taraxacum Dens-leonis* sur C.

A ces espèces de valeur indicatrice incontestable, nous joindrons celles qui sont apparues sur C par individus initialement nombreux : si la parcelle C a reçu de l'extérieur beaucoup de semences d'une espèce donnée, il est probable que la parcelle D en a également reçu. Ex. : *Brachypodium pinnatum* et *Reseda lutea*.

Mieux que par la simple comparaison des listes floristiques, nous pouvons donc distinguer, en utilisant les remarques faites plus haut sur le dynamisme des espèces :

a) Des espèces propres à D, ne pouvant vivre sur C.

— Les unes sont des annuelles transitoires éliminées en 1954 par la végétation landicole devenue dense :

Arabidopsis Thaliana

Pedicularis silvatica

A ces calcifuges absolues, on peut joindre *Cuscuta Epithymum*, qui n'a pu se développer sur C à cause de l'absence ou de la trop grande rareté des hôtes convenables (Éricacées, Genêts, Serpolet...).

— D'autres sont des vivaces, également calcifuges, dont le pouvoir d'expansion est faible ; elles ne sont probablement pas à leur optimum dans l'état actuel du peuplement D :

Calluna vulgaris

Rumex Acetosella

Erica cinerea enfin, très dynamique, est certainement proche de son optimum. C'est (au moins dans le Bassin parisien) une calcifuge stricte.

Toute espèce spéciale à D et en forte expansion n'est pas forcément calcifuge et acidiphile. Nous l'avons vu pour *Carex ericetorum* ; son abondance sur « D » n'implique pas qu'il soit arrivé sur « C », et qu'il en ait

été éliminé. Il semble bien au contraire qu'il n'y est pas parvenu : c'est une barochore, à dissémination difficile.

b) *Des espèces propres à C, ne pouvant vivre sur D,*

— Les unes sont transitoires, en forte régression en 1954 ; ici, la concurrence, très faible, ne peut expliquer leur régression et elles sont probablement loin de leur optimum vis-à-vis de certains facteurs. Ce sont : *Brachypodium silvaticum* (calcicole, mais sciaphile préférante), *Reseda lutea* et *Taraxacum Dens-leonis* (qui préfèrent un sol un peu plus frais) ; il en est peut-être de même pour *Anthericum ramosum*.

— Les arbres *Acer*, *Carpinus*, *Tilia*, sont ici abondants comme sur tous les terrains calcaires. La très grande proximité des porte-semences permet de penser que les deux parcelles ont reçu des graines en quantité égale. Sur D, la plupart ont disparu sans germer ; les quelques germinations observées n'ont pas dépassé le stade de deux feuilles. Sur C, au contraire, les germinations ont été nombreuses et, malgré une mortalité importante (50 % pour les *Acer*, plus de 60 % pour *Carpinus*), les jeunes arbres se sont maintenus (en particulier les premiers implantés) ; cependant, leur croissance y est très lente et ils sont certainement loin de leur optimum, au moins dans l'état actuel du peuplement.

— Une seule plante est parfaitement adaptée aux conditions de C : *Poa compressa*.

Aux espèces précédentes, il faudrait en ajouter d'autres, mais dont la présence ne peut être interprétée avec certitude par la seule comparaison des deux parcelles, parce qu'elles y sont trop peu nombreuses ou trop tard arrivées ; cas de *Poa bulbosa* sur C et de l'*Ornithopus perpusillus* sur D, par exemple.

Toutes les autres espèces ont été observées sur les deux terrains ; le rôle du hasard dans leur apparition est ainsi réduit, ou même négligeable si leur fréquence y a été d'emblée peu différente. Nous pouvons cependant placer ici trois espèces qui, ayant fleuri sur SNCF-C, ont, bien que vivaces, disparu l'année suivante sans se multiplier : *Carex caryophyllea*, *Danthonia decumbens* et *Scabiosa Columbaria*. Ces trois plantes ne sont nullement calcifuges, même *Danthonia* (Gaume, 1935 ; MB, 1949) et la première au moins vit bien sur un sol rocheux. Les conditions édaphiques n'expliquent pas à elles seules la disparition de ces plantes, dont le développement a été normal jusqu'à la floraison. Nous y reviendrons.

II. — *Espèces à développement normal sur les deux terrains.*

Les plantes de ce groupe peuvent parfaitement vivre sur les deux terrains, où elles se sont multipliées. Ce ne sont cependant pas toutes des indifférentes. Nous pourrions en effet comparer leur fréquence, et constater que certaines sont constamment plus répandues sur l'un des terrains, par exemple *Aira caryophyllea* sur D et *Euphorbia Cyparissias* sur C, tandis que d'autres sont également abondantes sur C et D, par exemple *Peucedanum Oreoselinum*. Mais il existe des espèces ne pouvant entrer dans les catégories précédentes : *Brachypodium pinnatum* était plus abondant sur D en 1951 et 53, également répandu sur les deux terrains en 1952, plus fréquent sur C en 1954. Enfin, il est certain que les chances d'installation et de propagation de certaines espèces sont inégales : *Potentilla verna*, abondante d'emblée en D (semences en place), a pu s'y multiplier facilement ; arrivée sur C par rares individus, sa progression y est très lente car c'est une barochore (Pottier-Alapetite, 1943).

L'étude comparée des variations de fréquence permet de distinguer :

a) Des espèces à évolution opposée, progressant sur C et régressant sur D : c'est ainsi que *Geranium sanguineum* germe bien sur D, mais s'y développe lentement et ne peut ainsi résister à la concurrence des espèces sociales acidiphiles, alors qu'il germe moins abondamment sur C, mais y croît vigoureusement (fig. 48-I). Une telle plante, assez largement tolérante quand elle est seule, acquiert en compétition avec d'autres espèces, une valeur caractéristique élevée (1). Il en est de même pour *Hieracium Pilosella*, *Sanguisorba minor* (fig. 48-I) et même *Hypericum perforatum*. Ces quatre espèces peuvent donc être ajoutées à la liste des caractéristiques différentielles de C par rapport à D.

Il n'existe pas d'espèce ayant progressé en D et régressé en C.

b) Des espèces progressant nettement sur un terrain et à fréquence relativement constante, mais nettement inférieure au maximum possible, sur l'autre. Par exemple, *Euphorbia Cyparissias* (fig. 48-II), initialement aussi répandu sur les deux terrains, a progressé en C tandis qu'il se maintenait en D. Ici encore, il est probable que cette plante se serait multipliée sur la parcelle D si elle y avait été seule : ce n'est nullement une calcicole stricte, mais elle est plus dynamique sur la parcelle C. Il en est de même pour *Pinus silvestris* (fig. 48-II), qui germe aussi bien sur les deux terrains, mais qui se maintient mal sur D alors qu'il est vigoureux sur C. *Thymus Serpyllum* présente un cas semblable.

Réciproquement, *Agrostis alba* et *Potentilla verna* (fig. 48-III) ont progressé en D tout en se maintenant en C. Toutes deux indifférentes à la teneur du sol en calcaire, la première est une psammophile préférante ; nous avons vu plus haut que les difficultés de propagation de la seconde pouvaient expliquer en partie son inégale répartition.

c) D'autres cas sont d'une interprétation plus difficile : *Festuca capillata*, qui passe pour calcifuge (Ducet, Guérillot, Guyot, 1944. .) a en effet la vigueur et la fréquence maxima sur D, mais progresse sur C (fig. 48-IV). Cependant, elle y est uniquement sur les espaces encore dénudés, avec une vigueur médiocre et une faible densité : elle sera probablement éliminée d'un peuplement fermé sur C, alors qu'elle y persistera sur D (2). *Brachypodium pinnatum* présente le cas inverse : il commence à régresser en D, mais progresse vigoureusement, quoique lentement, en C, où pourtant il est venu plus tard (3).

d) Un groupe de six espèces vivaces :

Campanula rotundifolia
Hypochaeris maculata
Senecio Jacobaea

Solidago Virga-aurea
Veronica spicata (fig. 48-V)
Viola silvestris

sont restées très dispersées en C où certains caractères du sol (probablement sa granulométrie) étaient défavorables à leur germination ; mais, après s'être installées en nombre sur D, elles y ont rapidement régressé ;

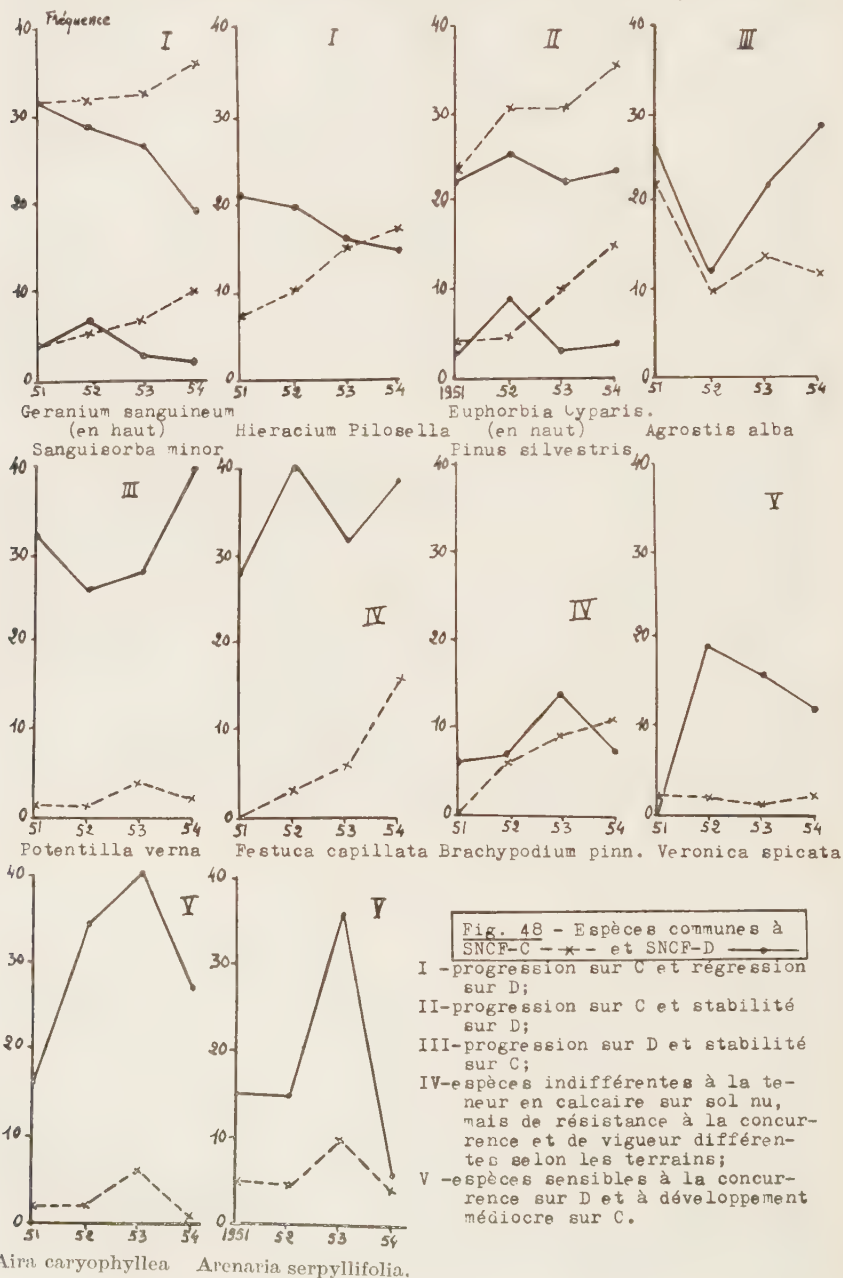
1. C'est pourquoi, dans des conditions différentes d'environnement, elle peut passer pour indifférente (BRAUN-BLANQUET et FUKAREK, 1955), de même que *Sanguisorba minor* (ibid.). Voir remarque p. 205, note 2.

2. Cette Graminée était encore abondante et vigoureuse sur les parties dénudées de SNCF-C en 1957.

3. Ce comportement indique une plante presque indifférente, conformément au calcul statistique effectué sur F et à l'opinion de la plupart des auteurs récents (par ex. BRAUN-BLANQUET et FUKAREK, 1955).

ici encore, elles tolèrent mal la concurrence sur le sol décalcifié et sont à rapprocher à cet égard de *Brachypodium pinnatum*.

Enfin, pour la même raison (difficultés de germination), plusieurs annuelles ont été rares en C (bien qu'elles puissent y vivre) :



Aira caryophylla *Arenaria serpyllifolia*.

Aira caryophyllea (fig. 48-V)
Arenaria serpyllifolia (fig. 48-V)

Erigeron canadensis

Leur très grande abondance dans les premiers stades du peuplement D montre d'ailleurs qu'elles sont près de leur optimum sur ce terrain.

c) Parmi les espèces dont la fréquence est restée sensiblement invariable sur les deux terrains, certaines sont plus abondantes sur C :

Quercus lanuginosa

Rosa pimpinellifolia

ou sur D :

Campanula rotundifolia

et manifestent ainsi une légère préférence pour l'un ou l'autre terrain, dans l'état actuel de son peuplement, tandis que d'autres paraissent indifférentes, ayant conservé la même fréquence sur les deux parcelles :

Lotus corniculatus

Pulsatilla vulgaris

Peucedanum Oreoselinum

TABL. 42 - Comparaison entre SNCF-C et SNCF-D .

ESPECES CARACTERISANT LA PARCELLE SNCF-D (par rapport à SNCF-C)		
Premier peuplement :	Peuplement final :	
<i>Aira praecox</i> <i>Arabidopsis Thaliana</i> <u><i>Pedicularis silvatica</i></u>	<i>Carex ericetorum</i> (?) <i>Erica cinerea</i> <i>Calluna vulgaris</i> <i>Rumex Acetosella</i>	Absentes sur SNCF-C
"	<i>Danthonia decumbens</i> <i>Asparagus officinalis</i> <i>Scabiosa Columbaria</i>	Fugaces ou stériles sur SNCF-C
"	"	Régressent sur SNCF-C
<i>Aira caryophyllea</i> <u><i>Arenaria serpyllifolia</i></u> <i>Erigeron canadense</i> <i>Campanula rotundifolia</i> <i>Hypochaeris glabra</i> <i>Senecio Jacobaea</i> <i>Solidago virga-aurea</i> <i>Veronica spicata</i> <i>Viola silvestris</i>	<i>Agrostis alba</i> <i>Potentilla verna</i>	Fréquence faible mais Constante sur SNCF-C
ESPECES CARACTERISANT LA PARCELLE SNCF-C (par rapport à SNCF-D)		
<i>Brachypodium silvaticum</i> <i>Reseda lutea</i> <i>Taraxacum dens-leonis</i>	<u><i>Poa compressa</i></u>	Absentes sur SNCF-D
"	<i>Acer campestre</i> <i>A. pseudo-Platanus</i> <i>Carpinus Betulus</i>	Fugaces sur SNCF-D
<i>Hypericum perforatum</i>	<u><i>Geranium sanguineum</i></u> <u><i>Hieracium Filosella</i></u> <i>Sanguisorba minor</i>	Régressent sur SNCF-D
"	<u><i>Euphorbia Cyparissias</i></u> <i>Pinus silvestris</i> <i>Thymus Serpyllum</i> <i>Quercus lanuginosa</i> <i>Rosa pimpinellifolia</i>	Fréquence faible mais constante sur SNCF-D

Ces dernières, considérées généralement comme des calcicoles, sont des vivaces à enracinement profond, qui ont pu ainsi trouver du calcaire à une certaine distance. Cependant, j'ai pu constater que leurs germinations étaient au moins aussi nombreuses et vigoureuses sur D que sur C.

Enfin, nous ne pouvons tenir compte, dans cette comparaison, d'espèces présentes sur les deux terrains, mais arrivées tardivement sur l'un d'eux (généralement sur C) ; certaines au moins (+) pourront acquérir plus tard une grande importance dans la végétation des parcelles étudiées, comme on peut le prévoir par l'examen de l'environnement :

+ *Bromus erectus*
Cerastium semidecandrum
Erophila verna

+ *Genista pilosa*
Koeleria gracilis
 + *Molinia caerulea*

On voit combien il est délicat de comparer deux peuplements : on peut rapprocher certaines espèces de comportement à peu près semblable et constituer ainsi plusieurs groupes, de valeur caractéristique graduée ; mais un nombre assez important de plantes ne peut entrer exactement dans une de ces catégories et il faudrait presque envisager séparément le sort de chaque espèce.

Nous pouvons, en résumé, dresser un tableau (tabl. 42) des espèces pour lesquelles nous avons pu légitimement faire abstraction des hasards de l'ensemencement, et constater une différence de comportement en rapport probable avec les différences de sol des deux parcelles. Les espèces retenues ont ainsi un développement meilleur, ou même sont localisées sur un des terrains, par rapport à l'autre ; si elles y rencontrent très probablement les conditions optimum pour tous les facteurs du milieu, leur nom est souligné ; sinon, c'est que l'une au moins des caractéristiques écologiques de la parcelle où elles vivent le mieux leur est cependant défavorable. Il subsiste, nous l'avons vu, une incertitude pour *Carex ericetorum*, qui a été maintenu sur le tableau en raison de son abondance et de sa vigueur sur SNCF-D.

D. — Comparaison des parcelles LA et LC.

LA et LC sont contiguës. Les différences entre leurs sols sont de même ordre que celles qui opposent les deux parcelles SNCF. Mais leur environnement est beaucoup moins riche en calciphiles et leur éclaircissement, maximum, de durée légèrement plus longue. Enfin, les deux surfaces sont inégales (LA = 84 m², LC = 16 m²).

L'influence de la nature du sol sur la température se manifeste par des variations thermiques de même sens que celles qui ont été observées entre C et S (fig. 49) (cf. fig. 40, p. 217). Mais les différences sont plus importantes : le sol LA est sombre, et s'échauffe beaucoup plus vite que S. Les mesures n'ont pas été faites pendant la nuit, mais l'allure des courbes montre que LA doit être alors nettement plus froid que LC, au moins en surface.

Le contraste entre les deux populations « L » a été plus grand que sur les terrains « SNCF » : 16 espèces seulement ont été communes à LA et LC sur un total de 76, soit un coefficient de communauté de 20 % pour l'ensemble des deux peuplements. Les valeurs successives de ce coefficient ont été de :

— 12,5 % en 1951
 — 11 % en 1952

— 19 % en 1953
 — 22,5 % en 1954

Ici encore, les différences tendent à s'atténuer légèrement avec le temps.

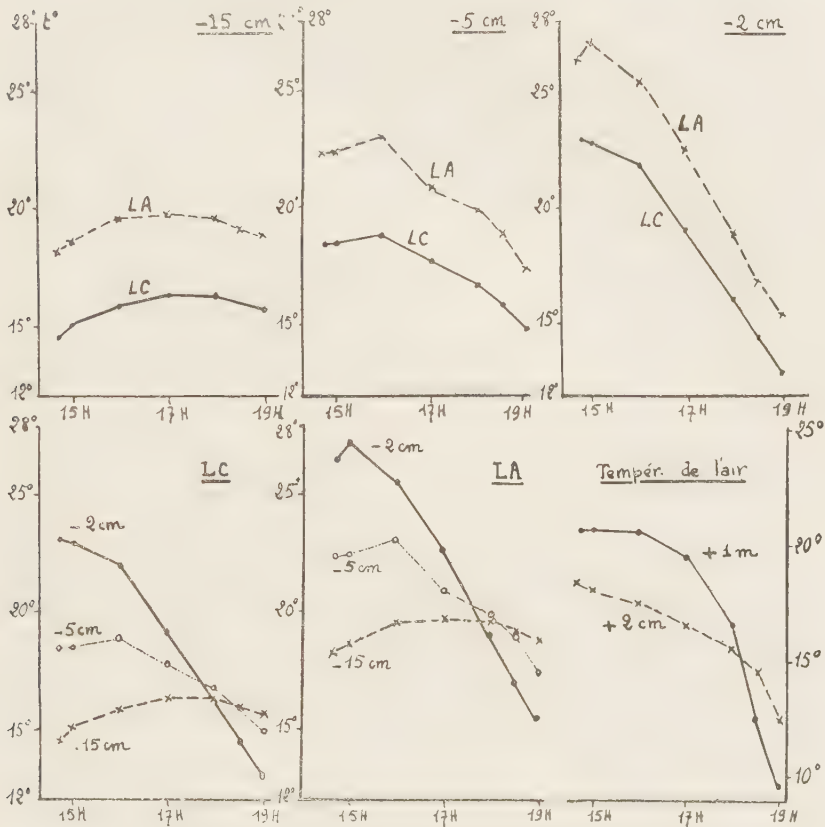


FIG. 49. — Températures sur LA et LC le 21-9-1951. Soleil rasant à 18 h., caché par arbres lointains à 18 h. 5. En haut, terrains différents à même profondeur, en bas, mêmes terrains à profondeur différente.

1. — Espèces spéciales.

A. Au terrain LA :

Ce sont : (+ : espèces représentées par plus de deux individus).

a) Des calcifuges mésoxérophiles de landes :

- | | |
|---------------------------|-------------------------------|
| + <i>Calluna vulgaris</i> | + <i>Rumex Acetosella</i> |
| + <i>Carex pilulifera</i> | + <i>Veronica officinalis</i> |
| + <i>Erica cinerea</i> | |

la dernière étant aussi une silvatique.

b) Des psammophiles plutôt calcifuges :

<i>Agrostis interrupta</i>	+ <i>Pedicularis silvatica</i>
+ <i>Aira caryophyllea</i>	<i>Sagina procumbens</i>
+ <i>Filago minima</i>	<i>Trifolium arvense</i>
<i>Mibora minima</i>	

Notons que deux espèces ont été observées sur calcaire : *Aira caryophyllea* (peu abondante sur SNCF-C) et *Agrostis interrupta* (sur C). *Sarothamnus scoparius*, qui a germé en abondance sur LA, s'y maintient assez difficilement. Cette plante a aussi germé sur LC, mais les individus observés étaient chétifs et chlorotiques (1).

c) Des xérophiles moins strictement psammophiles et non calcifuges :

<i>Campanula rotundifolia</i>	+ <i>Luzula campestris</i>
<i>Carex ericetorum</i>	<i>Medicago minima</i>
+ <i>Danthonia decumbens</i>	<i>Minuartia tenuifolia</i>
<i>Genista pilosa</i>	+ <i>Rosa pimpinellifolia</i>
<i>Koeleria gracilis</i>	+ <i>Teucrium Scorodonia</i>

deux au moins (*Danthonia*, *Teucrium*) étant aussi des silvatiques.

d) Des espèces de friches, indifférentes ou peu sensibles à la réaction du sol :

<i>Bromus mollis</i>	+ <i>H. radicata</i>
<i>Crepis setosa</i>	<i>Senecio vulgaris</i>
<i>Cr. taraxacifolia</i>	<i>Stellaria media</i>
+ <i>Hypochaeris glabra</i>	<i>Veronica arvensis</i>

e) Une silvatique mésophile : *Epilobium montanum*.

On voit que, sur ces 31 espèces spéciales, 14 seulement (+) avaient une certaine importance dans le peuplement. Les 17 espèces représentées par 1-2 individus ont en général disparu très vite, à l'exception de *Campanula rotundifolia* (un individu de 1951 à 1954), et de plusieurs autres apparues trop tardivement pour qu'on puisse se prononcer sur leurs chances de survie : *Carex ericetorum*, *Genista pilosa*, *Koeleria gracilis*, *Sagina procumbens* et *Veronica arvensis*.

*Étude des variations de fréquence des espèces marquées +.*1) *Espèces transitoires.*

Deux annuelles ont disparu, après avoir eu une influence négligeable sur le peuplement : *Aira caryophyllea* et *Pedicularis silvatica* ; d'autres, pour la plupart vivaces, se maintenaient en 1954, mais après avoir très fortement régressé (fig. 50-A-I). Ces dernières au moins semblent avoir été très fortement concurrencées par *Erica cinerea*.

2) *Espèces fixées.*

Toutes ont eu une fréquence constamment faible, la plus abondante étant la dernière :

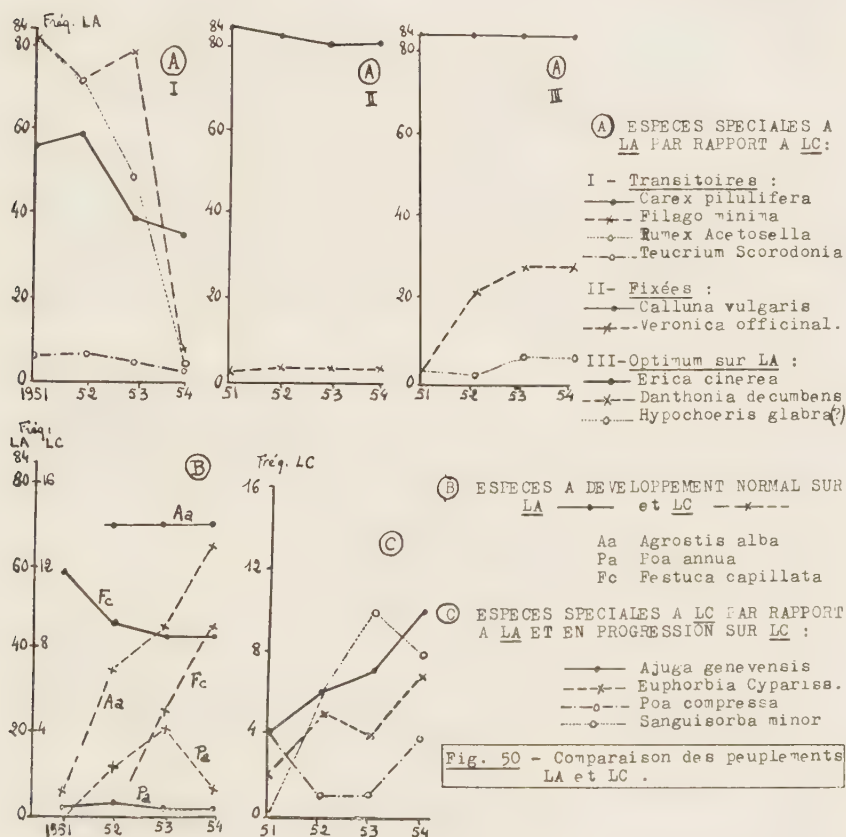
<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Rosa pimpinellifolia</i>
<i>Luzula campestris</i>	<i>Veronica officinalis</i> (fig. 50-A-II)

On peut ajouter à ces espèces *Calluna vulgaris* (fig. 58-A-II), très abondante mais peu vigoureuse et en certains points éliminée par la Bruyère cendrée.

1. En 1957, le *Sarothamnus* avait disparu de LC, mais était assez vigoureux et bien fleuri sur SNCF-C.

3) En progression (fig. 50-A-III).

Erica cinerea a toujours eu la fréquence maximum, mais sa vigueur et sa sociabilité n'ont cessé d'augmenter : *Danthonia decumbens*, très vigoureuse également, voyait néanmoins sa progression stoppée la dernière année ; *Hypochaeris glabra* a progressé également, mais son rôle dans le peuplement est médiocre (1).



B. Espèces spéciales à LC (fig. 50-C) :

La plupart ont été représentées par 1-2 individus (+ : autres espèces). On distingue :

a) Des xérophiles et calcicoles préférantes :

- | | |
|--------------------------------|----------------------------|
| + <i>Ajuga genevensis</i> | + <i>Poa compressa</i> |
| + <i>Euphorbia Cyparissias</i> | + <i>Sanguisorba minor</i> |
| + <i>Hieracium Pilosella</i> | + <i>Stachys annuus</i> |
| + <i>Linum catharticum</i> | |

1. Bien que cette plante ait peu progressé sur LA, elle est certainement acidiphile. SOUGNEZ, 1951, dit que cette espèce « semble indiquer une acidité prononcée du sol » ; SCHMITZ, 1946, lui donne comme optimum pH 4,0 à 4,4 ; le pH de LA n'est pas en général aussi bas.

b) Des espèces de friches récentes :

<i>Anagallis phænicea</i>	+ <i>Holcus lanatus</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Lagoseris sancta</i>
+ <i>Chænorrhinum minus</i>	+ <i>Medicago Lupulina</i>
+ <i>Cirsium arvense</i>	<i>Picris hieracioides</i>
<i>C. lanceolatum</i>	+ <i>Plantago major</i>
+ <i>Convolvulus arvense</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
<i>Digitaria sanguinalis</i>	+ <i>Taraxacum Dens-leonis</i>

c) Des silvatiques calcicoles, préférant les bois clairs et les coupes :

<i>Brachypodium silvaticum</i>	+ <i>Lithospermum officinale</i>
<i>Geranium Robertianum</i>	<i>Viola hirta</i>

Ici se placent les semis d'arbres : sur LC, les germinations d'*Acer Pseudoplatanus* et *Carpinus Betulus* ont été nombreuses, et quelques-unes se sont maintenues parmi les premières apparues. Sur LA, les rares plantules observées ont vite disparu. *Pinus silvestris*, au contraire, a germé en très grande abondance sur LA en 1951 et 52, beaucoup moins en 1953, pas du tout en 1954. Aucun individu n'a vécu plus que quelques mois. Sur LC, les germinations observées ont été rares, mais un pied semblait se maintenir fin 1954.

Les espèces isolées ne sont pas toutes négligeables ; certaines, comme *Linum catharticum*, se sont maintenues plusieurs années ; d'autres (*Hieracium Pilosella*), apparues la dernière année, pourront se multiplier plus tard. Cependant, la plupart ont été à peine visibles. Il en est de même, d'ailleurs, pour beaucoup des espèces plus abondantes marquées +, dont très peu ont vraiment participé à la physionomie du peuplement. Parmi ces dernières, la plupart ont progressé, malgré des fluctuations de fréquence parfois importantes (fig. 50-C).

Lithospermum officinale s'est à peine multiplié, mais est resté très vigoureux.

Le nombre d'espèces spéciales est donc un peu plus grand sur LA, mais on doit surtout remarquer leur très grande vigueur sur ce dernier terrain, alors que la progression des plantes spéciales à LC est, presque toujours, difficile, malgré l'absence à peu près complète de concurrence. Les espèces les plus spécialisées écologiquement, calcicoles et hélioxérophiles électives, ne sont pas venues sur LC.

Sommes-nous certain que les espèces spéciales à chaque terrain n'auraient pu vivre sur l'autre ? En nous appuyant sur les mêmes critères que pour les terrains SNCF, nous avons alors :

a) des espèces de LA, ne pouvant vivre sur LC :

- transitoires : *Carex pilulifera*, *Filago minima*, *Rumex Acetosella* ;
- fixées : *Calluna vulgaris*, *Sarothamnus scoparius* (1) ;
- ayant leur optimum sur LA : *Erica cinerea*, *Danthonia decumbens* ;

b) des espèces de LC, ne pouvant vivre sur LA :

Ce sont *Ajuga genevensis*, *Poa compressa* et peut-être *Taraxacum Dens-leonis*. *Euphorbia Cyparissias* et *Sanguisorba minor* ont pu ne pas envoyer de semences sur LA ; mais, nous l'avons vu (fig. 48, I et II) ce sont des calcicoles préférantes. Les « arbres », bien que localisés sur LC, ont une croissance médiocre et sont certainement loin de leur optimum.

1. Cf. cependant note 1, p. 240.

2. — *Espèces à développement normal sur les deux terrains.*

Quelques-unes seulement sont assez répandues sur les deux terrains et pendant un temps assez long, pour que la comparaison des variations de leur fréquence soit intéressante. On distingue alors :

— des plantes sensiblement stables sur LA et en progression sur LC : *Agrostis alba* et *Festuca capillata* (fig. 50-B); la progression de cette dernière sur LC est d'ailleurs compensée par un état physiologique précaire ;

— des espèces transitoires, l'une d'importance comparable sur les deux terrains : *Erigeron canadensis*, une autre relativement plus fréquente sur LC : *Poa annua* (fig. 50-B), une dernière progressant sur LC en raison du peuplement encore très ouvert de cette parcelle : *Hypericum perforatum*.

D'autres espèces sont arrivées tardivement sur LC ; or, elles sont très abondantes autour de cette parcelle. Leurs semences ont donc dû y arriver en grand nombre, mais y germer très difficilement. Ce sont *Aira præcox* et *Molinia caerulea* ; ce sont des préférantes de LA, mais elles n'y sont pas à leur optimum. Inversement, *Reseda lutea*, transitoire sur LC, germe probablement très difficilement sur LA.

TABL. 43 - Comparaison entre LA et LC .		
ESPECES CARACTERISANT LA PARCELLE LC (par rapport à LA)		
Premier peuplement:	Peuplement final:	
"	<i>Ajuga genevensis</i> <i>Poa compressa</i> <i>Taraxacum dens-leonis</i>	Absentes sur LA
"	<i>Acer pseudo-Platanus</i> <i>Carpinus Betulus</i>	Fugaces sur LA
<i>Poa annua</i> <i>Reseda lutea</i>	"	Rares sur LA
ESPECES CARACTERISANT LA PARCELLE LA (par rapport à LC)		
<i>Carex pilulifera</i> <i>Filago minima</i> <i>Rumex Acetosella</i>	<i>Calluna vulgaris</i> <i>Danthonia decumbens</i> <i>Erica cinerea</i>	Absentes sur LC
"	<i>Sarothamnus scoparius</i>	Fugace sur LC
<i>Aira præcox</i>	<i>Molinia caerulea</i>	Rares sur LA

Les espèces que nous pouvons considérer comme préférantes de LA sont donc : *Aira præcox* et *Molinia caerulea* (1) ; comme préférantes de LC : *Poa annua* et *Reseda lutea*. *Agrostis alba*, *Erigeron canadensis* et *Hypericum perforatum* semblent ici indifférentes (2).

Compte tenu des hasards de l'ensemencement, la comparaison des deux parcelles peut être résumée dans le tableau suivant (tabl. 43).

1. Tabl. 43, dernière ligne : ligne LC au lieu de LA.

2. Voir p. 227 et 245 pour *Hypericum* en particulier.

E. — Biologie de quelques espèces.

A plusieurs reprises, les observations faites sur les diverses parcelles ont permis des remarques sur l'écologie des espèces rencontrées et sur leur résistance à la concurrence. D'une part, nous avons pu comparer le comportement de la même plante dans des conditions de sol différentes (méthode « comparative »), d'autre part, l'étude statistique de la parcelle F nous a montré le parallélisme entre l'inégale distribution d'une espèce et les propriétés du sol. Mais, quelle que soit la méthode employée, nous sommes obligé de tenir compte, dans l'interprétation des résultats, de la présence des autres espèces. Les phénomènes de compétition modifient, nous l'avons vu, les exigences apparentes des plantes.

Il est impossible, sous peine d'allonger beaucoup ce travail, de rassembler ici toutes les observations faites sur chaque espèce au cours des chapitres précédents, même si nous ne devons pas les confronter avec les données de la « bibliographie ». Je vais simplement montrer comment la méthode statistique et la méthode comparative permettent de préciser le comportement de certaines espèces en fonction du sol et de la concurrence.

I. — Interprétation des résultats écologiques.

Les tolérances écologiques d'une espèce peuvent être précisées dans les cas suivants :

1) Ses réactions vis-à-vis du sol *ne se sont pas modifiées* au cours de l'évolution progressive des peuplements, alors que les phénomènes de compétition ont beaucoup varié. Dans ce cas, on peut donc faire abstraction de l'influence des autres espèces : l'influence du sol est certaine.

2) Ses réactions aux propriétés du sol se sont *précisées* au cours de l'évolution. Cela peut venir du fait que la plante, initialement dispersée au hasard, s'est ensuite répandue plus rapidement en certains points, qui sont donc écologiquement favorables. Il se peut aussi qu'une espèce très répandue se cantonne peu à peu aux endroits où la concurrence est la moins forte. Dans ces deux cas, la plante tolère les conditions où elle vit, mais il n'est pas certain que ces conditions représentent pour elle l'optimum : l'interprétation devient plus délicate.

Compte tenu de ces réserves, la comparaison des tableaux 28, p. 176, 30, p. 181, 31, p. 184 et 33, p. 189, permet de constater souvent des résultats concordants. Nous pouvons alors distinguer les groupes suivants :

A. Espèces liées sur F à $\text{pH} > 7,5$ et plus de 0,2 % de calcaire.

Ces deux conditions semblent à la fois les meilleures pour :

Helianthemum nummularium
Medicago minima (1)

Muscari comosum

Les autres parcelles nous fournissent à ce sujet peu de renseignements, mais ils confirment alors les observations faites sur F. : l'*Helianthème* s'est bien implanté sur SNCF-C (pH 8,4, 89 % de CO_3Ca), *Medicago minima* a bien disparu de LA (pH 5,3 et sol acalcaïque).

Remarquons une fois pour toutes qu'il n'y a pas incompatibilité entre la préférence de ces plantes pour les sols calcaires, à pH élevé, et leur présence aux points les plus acides et les plus décalcifiés de la parcelle F.

1. DUCET, GUÉRILLOT, GUYOT, 1944 : pH 6,6 à 7,9, jusqu'à 50 % de CO_3Ca .

Deux espèces d'écologie voisine sont encore moins exigeantes :

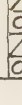
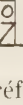
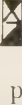
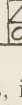
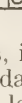
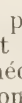
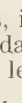
— Sur F, *Euphorbia Cyparissias* préfère un sol calcaire, mais est simplement un peu plus rare à pH < 7,0. Nous avons vu d'autre part (fig. 38, p. 207) qu'il ne progresse fortement que sur les terrains calcaires ; il est assez abondant, mais stationnaire, sur SNCF-1), acalcique et dont tous les points, ou presque, sont compris entre pH 5,0 et 5,4. Ses semences ne trouvent pas en surface les conditions nécessaires à leur développement.

— *Ajuga genevensis* est plus fréquente sur F à pH > 7,5, plus rare sur les sols acalciques. Cependant, elle a presque disparu après 2 ans (sensibilité à la concurrence). Il n'est donc pas étonnant de voir cette plante disparaître de SNCF-D, se maintenir difficilement sur SNCF-C et progresser fortement sur LC.

B. *Espèces liées sur F aux pH 7,5 à 7,0 et à une calcimétrie faible (0,05 à 0,2 %).*

Arabidopsis Thaliana en est un exemple, mais disparaît vite ; elle est certainement un peu hors de son optimum sur SNCF-D, dans les vides duquel elle s'est peu répandue.

Vicia lathyroides s'est révélée indifférente à la calcimétrie, dans les limites de F (1). D'abord uniformément répandue (fr. 90 en 1950), elle s'est de plus en plus cantonnée aux pH moyens (7,0 à 7,5), à mesure que le peuplement évoluait (donc que la concurrence augmentait), comme le montre le tableau 44.

TABL. 44 - Répartition de <i>Vicia lathyroides</i> en fonction du pH :				
		pH > 7,5	pH 7,5-7,0	pH < 7,0
Explication des signes voir Tabl. 5	1950			
	1951			
	1952			
	1953			
	1954			

Hypericum perforatum est aussi une préférante des pH moyens, indifférente à la calcimétrie. On comprend alors qu'il soit plus abondant sur les parcelles « J » (fig. 44, 1) et de développement médiocre sur les parcelles « SNCF » et « L », qui sont à l'extérieur de son optimum.

Remarquons que la simple comparaison de ces derniers terrains nous aurait amené à faire d'*Hypericum perforatum* une indifférente, ce qu'elle n'est pas tout à fait.

Brachypodium pinnatum semble appartenir à la même catégorie, mais son aire est restée trop constante sur F pour que nous ayons une certitude à son sujet. Il a cependant tendance à régresser sur SNCF-D, de pH acide.

Plusieurs annuelles entrent dans la même catégorie, mais la concurrence les a très vite fait disparaître. *Veronica arvensis* est la plus intéressante (cf. fig. 44,3 et note 1, p. 229).

C. *Espèces liées sur F aux pH < 7,0 et aux sols acalciques.*

Comme il fallait s'y attendre, nous y trouvons *Anthoxanthum odoratum* et *Rumex Acetosella* (2).

1. Voir DUCET, GUÉRILLOT et GUYOT : moins de 1 % de CO₃Ca, pH 5,6 à 7,2.
2. Cependant, le nombre de « rencontres » entre ces deux plantes n'est pas particulièrement élevé, ce qui semble indiquer que d'autres facteurs de répartition interviennent.

Crepis virens semble indifférent au pH, mais préférante des sols sans calcaire, avec d'ailleurs une large tolérance : résultat confirmé par la comparaison des parcelles du Laboratoire (fig. 45, 2).

D. *Espèces indifférentes au pH et à la calcimétrie, dans les limites de F.*

En dehors des plantes répandues sur toute la surface F : *Erigeron canadense* et *Potentilla verna*, il existe peu d'espèces ne présentant aucune anomalie de répartition, au moins une année. Cependant, il arrive que ces anomalies soient faibles, non concordantes d'une année sur l'autre et surtout qu'elles aient tendance à s'atténuer avec l'âge du peuplement. On peut conclure alors qu'elles n'ont pas de signification écologique.

Les espèces qui semblent à la fois indifférentes au pH et à la calcimétrie sont :

<i>Agrostis alba</i>	<i>Teucrium Chamædrys</i>
<i>Galium verum</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>Luzula campestris</i> (1)	<i>Vicia angustifolia</i>
<i>Ranunculus bulbosus</i> (2)	

En plus, les espèces suivantes n'ont pas réagi aux variations de pH :

Bromus mollis, qui s'est montré plus rare à plus de 0,2 % de calcaire.

Cerastium semidecandrum, plus abondant entre 0,05 et 0,2 % de calcaire, au moins de 1951 à 1953.

Sedum album, légèrement plus fréquent à plus de 0,2 % de calcaire, les deux dernières années.

Ces plantes sont certainement peu exigeantes, comme le montre le comportement des deux premières sur les terrains du Laboratoire (fig. 43, 2).

II. — Interprétation des résultats concernant la compétition.

A ce sujet, les résultats sont plus incertains ; faute d'avoir eu le temps d'entreprendre l'étude statistique d'un terrain édaphiquement homogène, il est probable que les résultats obtenus ici doivent être interprétés avec prudence, compte tenu des influences édaphiques.

TABL. 45 - Moyenne du nombre d'espèces plus rares (A) ou plus fréquentes (B) avec une plante donnée (1ère col.,)				
	A	B	A/B	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	9,5	4,5	2,1	Espèces éliminatrices
<i>Helianthemum nummularium</i>	9,0	5,5	1,8	
<i>Sedum album</i>	7,5	4,2	1,7	
<i>Galium verum</i>	9,0	5,7	1,5	
<i>Rumex Acetosella</i>	6,2	7,5	0,8	Espèces peu éliminatrices
<i>Luzula campestris</i>	5,3	7,0	0,7	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	5,2	8,0	0,6	
<i>Agrostis vulgaris</i>	3,0	7,0	0,4	

Nous avons vu cependant p. 33, les différences importantes entre les effets éliminateurs d'une espèce toxigène comme *Helianthemum nummularium* et ceux d'une autre espèce, à action purement mécanique, comme *Brachypodium pinnatum*. Si nous comparons, pour des espèces vivaces

1. Elle n'est certainement pas acidiphile, contrairement aux données de DUCET, GUÉRILLOT, GUYOT, 1944.

2. SOUGNEZ, 1951 : xérophile, mais indifférente à la calcimétrie, descend à pH 5.

et dont les colonies ne sont pas trop denses, le nombre de plantes qui sont plus rares avec elles, ou au contraire plus fréquentes, nous constatons (tabl. 45) que ces espèces ont un effet éliminateur très inégal.

On remarquera que les premières sont justement celles qui présentent les peuplements les plus clairsemés. Elles n'agissent donc certainement pas par effet mécanique (1). Notons parmi elles, la Flouve, dont la richesse en coumarine permet de comprendre l'effet inhibiteur sur la germination (Chouard, 1952).

On peut penser aussi que les espèces en question sont localisées dans des conditions écologiques telles que peu de végétaux y puissent vivre : leur effet éliminateur serait donc seulement apparent, et dû en réalité au sol. Cette remarque est cependant infirmée par le fait que des espèces à peu près insensibles aux variations de pH et de calcimétrie, comme *Sedum album* ou *Galium verum*, ont un effet éliminateur beaucoup plus marqué que des plantes à écologie spéciale, comme *Rumex Acetosella*.

Nous pouvons penser que les premières plantes du tableau 45 sont toxigènes, et affirmer que les dernières ne le sont pas.

F. — Comparaison quantitative des peuplements.

1. — Nombre total d'espèces.

Le tableau 46 donne le nombre total d'espèces déterminables, y compris les plantes introduites, quand elles se sont maintenues.

TABL. 46 - Nombre d'espèces:	C	A	S	H	J1	J2	SNCF D	SNCF C	LA	LC	F
1949					7						2
1950	30	32	14	25	37	29					55
1951	50	35	34	35	38	39	63	46	32	28	72
1952	47	33	36	31	31	29	59	57	42	27	62
1953	43	29	36	24	24	18	62	61	34	31	57
1954	34	21	28	25	23	13	52	57	31	29	54
total	64	54	57	50	54	53	77	75	56	48	90
SAUF introduites et fugaces	57	47	46	46	46	46	72	72	48	44	84

Nous ne tiendrons pas compte des peuplements 1949, très pauvres en raison de la date tardive de la dénudation. Les constatations suivantes peuvent être faites :

1° Peuplement initial.

Les terrains « naturels », renfermant des semences dormantes, se peuplent très vite, mais les terrains artificiels peuvent avoir d'emblée un nombre d'espèces de même ordre de grandeur. C'est ainsi qu'à leur stade initial, C ou A ont autant d'espèces que J2 ou LA. La présence de semences dormantes modifie donc probablement peu les caractères des peuplements (2).

1. Leur appareil souterrain n'est pas particulièrement développé en surface.

2. Selon HAMEL et DANSEREAU, 1949, « un sol évolué est toujours plus réceptif à la végétation ». C'est vrai si on considère le nombre d'individus initiaux, mais semble inexact si on considère le nombre d'espèces.

2^o Évolution du nombre d'espèces.

Il passe par un *maximum* sur presque tous les terrains, à l'exception de SNCF-D et LC (après déduction des fugaces, ces deux terrains ne font plus exception). Ce maximum se situe :

- la seconde année pour les terrains C, A, H, J1, J2, LA et F ;
- la troisième pour S, SNCF-C, LC, et, déduction faite des fugaces, pour SNCF-D.

Dans presque tous les cas, le maximum observé coïncide avec le moment où le tapis herbacé devient sensiblement continu. Nous avons donc deux phases dans l'évolution de tous ces peuplements : la première à végétation ouverte, où la *colonisation* est prépondérante ; la seconde, à végétation fermée, où la *sélection* élimine un nombre de plus en plus grand d'espèces.

Les divers auteurs qui ont étudié le repeuplement des terrains dénudés donnent souvent leurs résultats sous forme de listes qui rassemblent de nombreux relevés partiels, effectués sur des terrains très divers ; généralement, les stades successifs ne sont pas étudiés sur le même terrain. La comparaison avec les résultats précédents est donc difficile.

A.-L. Guyot, 1942, obtient pour la Picardie entière les résultats suivants :

140	espèces	dans les moissons,
137	«	« jachères,
100	«	« friches.

Il y a donc diminution progressive du nombre d'espèces, en accord avec nos observations. Le maximum est situé ici au début de l'évolution, mais on doit remarquer que les moissons présentent un assez grand nombre de plantes rares et instables, qui ne se trouveraient probablement jamais toutes ensemble dans un même relevé, et qui y manquent souvent, alors que les espèces de jachères sont presque toutes des plantes communes. Il y a donc beaucoup de chances pour que, si nous suivions l'évolution d'une friche crayeuse déterminée, le maximum du nombre d'espèces soit réalisé au stade jachère.

A.-L. Guyot observe 120 espèces dans le *Xerobrometum erecti* picard. Mais, d'une part, plus de 20 de ces espèces sont des relictuelles des stades antérieurs confinées sur des aires à évolution plus lente ou même arrêtée (parties à végétation rase, affleurements rocheux...) ; d'autre part, des espèces rares sont absentes de beaucoup de relevés : il est probable qu'une étude portant sur une pelouse dense bien limitée, issue d'une friche, révélerait un nombre d'espèces moins grand que celui des stades antérieurs.

Laurent, 1921, observe dans des friches voisines, de même sol et de même environnement :

— sur graviers crayeux : 27 espèces après un an, et seulement 24 dans une friche de 5-6 ans ;

— sur sol dérivé de marnes à *Terebratulina gracilis* : 34 espèces (1 an), 38 (4 ans) et 36 (20 ans). Ce deuxième type de friches correspond à des sols de peuplement difficile et fortement érodés (*op. cit.*, p. 89 et pl. IX).

P. Jovet, 1937, observe dans les friches du Valois, 43 espèces pionnières, 70 dans les friches d'un an, 47 à 57 dans des peuplements plus anciens.

Les travaux de Hagène, 1939, sont consacrés à l'étude floristique des alluvions fluviales, colonisés rapidement après leur dépôt par une végétation entièrement nouvelle, issue de semences transportées par le courant. De très nombreux relevés sont donnés, ainsi que le nombre

total d'espèces vasculaires et le spectre biologique dans chaque cas, mais l'âge des peuplements n'a pas pu être précisé. Cependant, nous appuyant sur des observations comparables, par exemple celles de Néhou, 1950, nous pouvons admettre que la proportion de thérophytes exprime bien l'âge relatif des peuplements : une végétation riche en annuelles est récente, ou rajeunie par suite de l'instabilité du substrat, une végétation où dominent les vivaces est très évoluée. Il en résulte que nous pouvons étudier la variation du nombre d'espèces en fonction du degré d'évolution de chaque station. Ici encore ce nombre passe par un maximum, et ceci d'autant plus régulièrement que l'on tient compte de relevés plus nombreux (fig. 51).

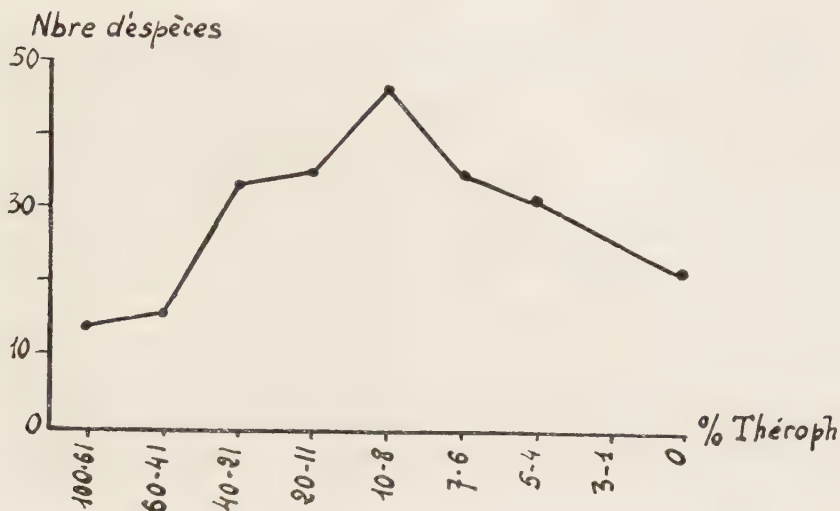


FIG. 51. — Nombre d'espèces peuplant des bancs d'alluvions fluviales, en fonction du nombre décroissant de thérophytes, d'après HAGÈNE, 1939 : valeurs moyennes d'après 44 relevés le long de cours d'eau alpestres.

Nous sommes donc en droit de penser que l'évolution du nombre d'espèces constatées sur les terrains étudiés ne résulte pas d'une coïncidence, ou de circonstances particulières, mais qu'il s'agit d'un fait général, qui peut s'exprimer ainsi :

Au cours du peuplement d'un espace vierge, il arrive un moment où les phénomènes de sélection deviennent prépondérants. Ce moment, marqué par le maximum du nombre d'espèces, est à peu de choses près celui où le tapis herbacé devient continu.

Cette diminution du nombre d'espèces se poursuit-elle dans des peuplements beaucoup plus âgés ? Il existe à ce sujet peu de données portant sur des groupements herbacés de plaine, d'où la nécessité de se référer à des observations faites en des stations plus éloignées.

Les travaux de W. Ludi, 1940, portent sur l'évolution d'alpages situés vers 2.000 m. d'altitude en Engadine, dont l'étude est surtout faite d'un point de vue agronomique. En dépit d'importantes différences

géographiques et écologiques, ils peuvent nous fournir des éléments de comparaison intéressants, car il s'agit, comme dans notre étude, de groupements herbacés dont l'évolution a été minutieusement suivie sur des surfaces permanentes, pendant 10 ans. Ce ne sont pas des groupements pionniers, mais en général des associations non climatiques, donc théoriquement susceptibles de subir des modifications floristiques.

Le nombre moyen d'espèces est de 25 à 40 pour des surfaces de 1 m² : valeurs très comparables aux nôtres. Dans tous les groupements, W. Ludi observe en 10 ans une diminution du nombre des espèces. Cette diminution est la plus forte pour les groupements de pelouse dense : *Caricetum ferruginae* et *Festucetum rubrae commutatae* ; elle est faible pour le *Seslerieto-Semperviretum*, où des surfaces relativement importantes ne sont pas encore occupées par la végétation (tabl. 47).

TABL. 47 - Variations du nombre d'espèces, pendant une période de 10 ans, dans des groupements prairiaux de l'étage alpin. W. LUDI-1940.			
Association:	Nombre moyen d'espèces		Diminution %
	1928/29	1938/39	
<i>Caricetum ferruginae</i>	40,2	33,2	17,5
<i>Festucetum rubrae commutatae</i>	36	31,5	12,5
<i>Nardeto-Festucetum rubr. comm.</i>	39	36,5	6,5
<i>Dryadetum octopetalae</i>	38	35,5	6,5
<i>Empetretum-Vaccinietum</i>	26,7	25,7	4
<i>Seslerieto-Semperviretum</i>	30,5	30,0	1,5

La diminution du nombre des espèces ne doit donc pas être un phénomène limité aux premières années du peuplement ; elle se poursuit bien au-delà des stades initiaux, et son importance semble être essentiellement en rapport avec la densité du peuplement.

3° Richesse floristique.

Elle peut s'exprimer, soit par la valeur du maximum d'espèces observées, soit par le total de toutes les plantes déterminables, soit encore par le nombre de celles qui ont eu un développement normal à un stade quelconque du peuplement. Ces différentes valeurs peuvent être comparées sur le tableau 46. Quel que soit le mode de comparaison utilisé, nous pouvons faire les observations suivantes :

a) Il n'y a pas de relation étroite entre la mesure de l'aire étudiée et sa richesse floristique. Les terrains F (90 m²), SNCF (40 m² chacun), sont bien ceux qui renferment le plus grand nombre d'espèces, mais le plus pauvre est LC (16 m²), alors que C (3,1 m²) est nettement plus riche que LA (84 m²). De même, des terrains identiques par leur sol (C, SNCF-C et LC) ont un nombre d'espèces très différent.

b) La situation des parcelles semble avoir au contraire une grande influence : trois groupes de terrains présentent respectivement une richesse floristique presque identique, surtout si on compare le nombre de plantes à développement complet (dernière ligne du tabl. 46). Ce sont les parcelles voisines :

- SNCF-C et D,
- LC et LA,
- tous les terrains du Laboratoire, sauf C.

2. — *Espèces nouvelles.*

Leur nombre est donné par le tableau 48. Il n'a été tenu compte ici ni des réapparitions, ni des espèces introduites, ni des fugaces.

TABL. 48 - Nombre d'espèces nouvelles (non fugaces)	C	A	S	H	J1	J2	SNCF D	SNCF C	LA	LC	F
1949					6						2
1950	29	29	12	24	27	26					54
1951	19	8	17	12	8	14	44	59	26	28	17
1952	5	6	8	6	5	5	14	7	6	10	6
1953	2	3	6	2	0	0	9	6	8	5	3
1954	2	1	3	2	0	1	5	0	4	5	2

En dehors du peuplement très incomplet de 1949, nous constatons une très grande ressemblance entre les valeurs observées à propos de toutes les parcelles. Ces valeurs :

— sont maximum la première année (seule exception, le terrain S, à peuplement difficile, nous l'avons vu) ;

— diminuent très fortement à partir de la troisième année, pour devenir en général très faibles les années suivantes. Il existe cependant de légères différences en faveur des terrains S, SNCF-C, LC et LA, dont le seul caractère commun est d'avoir une végétation encore clairsemée. Mais, ni la nature du sol, ni la grandeur de l'aire de chaque terrain, ne semblent avoir d'importance.

Dans les conditions de cette étude, le nombre d'espèces capables de s'implanter au sein d'un peuplement herbacé dense paraît donc faible. En serait-il de même pour une période beaucoup plus longue et sur des surfaces très étendues ?

Étudiant de façon synthétique des relevés effectués sur l'ensemble de la Picardie, A.-L. Guyot, 1942, compte 140 espèces dans les peuplements de première année. La seconde (année de jachère), il observe 14 espèces nouvelles, valeur de même ordre de grandeur que celles données par le tableau 48. Les friches récentes entre la troisième et la cinquième année renferment 21 espèces nouvelles et les friches anciennes 17 en un minimum de 20 ans. Le nombre *annuel* d'espèces nouvelles est donc tout à fait comparable à celui qui est observé ici. Quant aux 36 espèces qui s'introduisent dans le *Xerobrometum erecti* picard, en un temps qui n'est pas précisé, mais certainement très long, seules 3 d'entre elles se trouvent dans plus de la moitié des relevés de pelouses, et 3 autres dans un relevé sur trois.

En Champagne, sur marnes à *Terebratulina gracilis* (Laurent, 1921), il s'installe 34 espèces la première année, 15 nouvelles pendant les trois années suivantes, enfin 13 en 16 ans. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que les précédentes.

W. Ludi observe dans les conditions indiquées ci-dessus, l'arrivée en 10 ans de :

9 espèces nouvelles sur 1 parcelle,	
5 « «	1 parcelle,
4 « «	7 parcelles,
3 « «	2 parcelles,
2 « «	5 parcelles,
1 « «	1 parcelle,
0 « «	3 parcelles,

avec les valeurs moyennes suivantes (toujours sur 10 ans) :

<i>Seslerieto-Semperviretum</i>	4,9	espèces vasculaires nouvelles
<i>Dryadetum octopetalæ</i>	4	» » »
<i>Festucetum rubræ comm.</i>	4	» » »
<i>Nardeto-Festucetum</i>	3	» » »
<i>Empetretetum-Vaccinietum</i>	1,7	» » »
<i>Caricetum ferrugineæ</i>	0,7	» » »

L'implantation d'espèces nouvelles dans un peuplement herbacé est donc de plus en plus difficile, à mesure que se poursuit son évolution progressive.

Nous n'insisterons pas sur le *nombre d'espèces disparues*, qui varie très irrégulièrement avec l'âge du peuplement. A de très rares exceptions près, les travaux cités indiquent que ce nombre devient très vite supérieur à celui des espèces nouvelles, ce qui concorde avec les observations faites ici.

3. — Répartition quantitative des divers types biologiques.

Nous allons comparer les stades initiaux, puis les variations des spectres biologiques en fonction de l'évolution des peuplements, enfin la proportion de chaque type dans la population totale de chaque parcelle. Il sera intéressant enfin de voir si la sélection, dont nous venons de souligner l'importance, s'exerce de façon différente sur chaque catégorie selon les terrains.

a) Répartition des types biologiques dans les stades initiaux :

Les *monocarpiques* constituent évidemment le groupe essentiel. La figure 52 permet une comparaison de tous les terrains, classés selon l'importance décroissante de ces plantes au stade initial (en 1950 pour J1 et F). Quelques éléments de comparaison ont été pris dans les travaux cités. On remarquera :

1° Que le pourcentage de monocarpiques dans les stades initiaux est extrêmement variable : les résultats obtenus ici sont tout à fait comparables à ceux qui ont été observés par ailleurs.

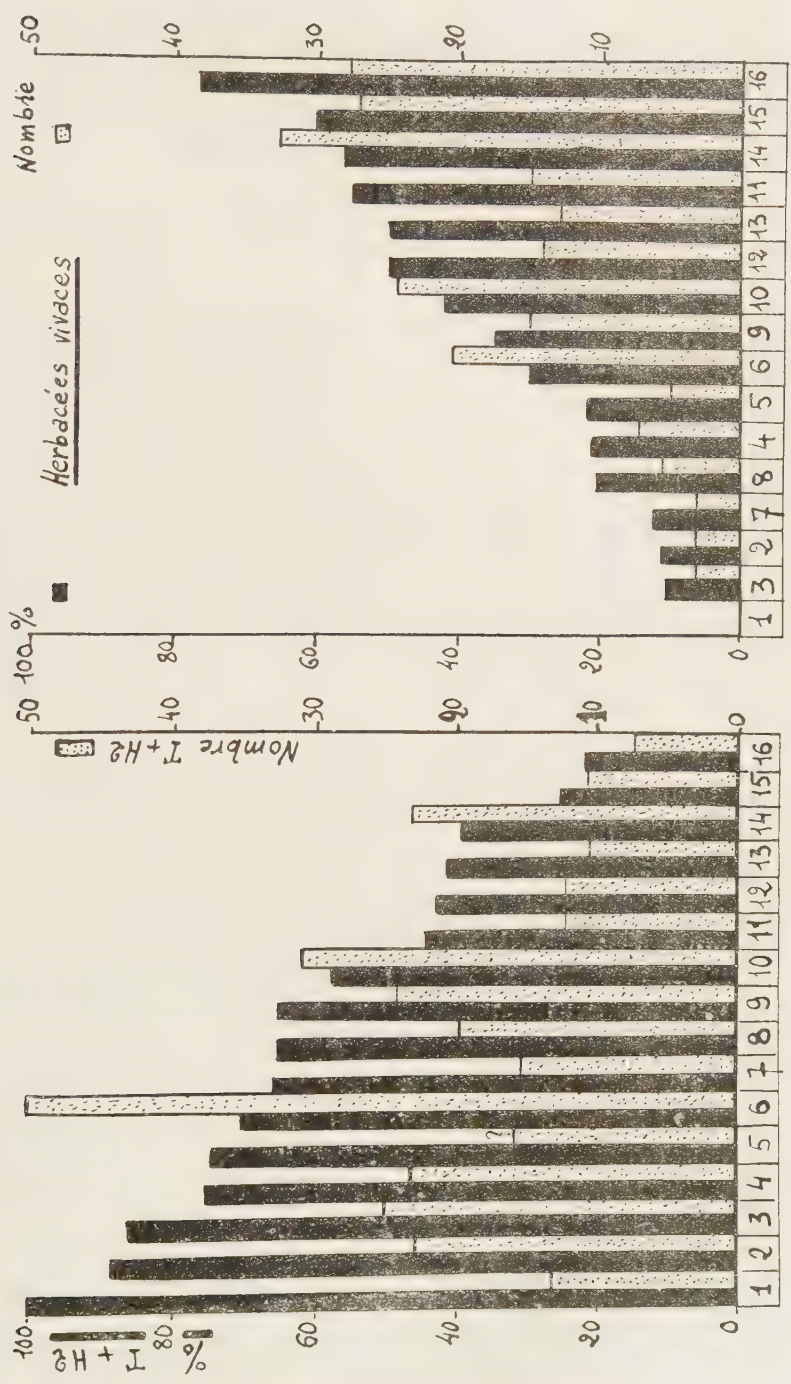
2° Que les terrains artificiels ne se comportent pas autrement que les autres, quant au pourcentage et au nombre de leurs monocarpiques.

3° Qu'aucune influence édaphique n'apparaît clairement, mais que les terrains topographiquement voisins se trouvent en général réunis. Cependant, si on considère des groupes de terrains voisins : ceux du Laboratoire, les parcelles « L » et « SNCF », on constate que dans chaque groupe le terrain artificiel formé de gravier calcaire est le plus pauvre en monocarpiques.

Les *herbacées vivaces* permettent la même remarque (fig. 52). Le « regroupement » des terrains de même environnement est encore plus net.

Les *phanérophyles* manquent dans tous les stades initiaux étudiés par Guyot, Jovet, Laurent, Néhou... (op. cit.). Cependant, nous en avons

FIG. 52. — Proportions (en noir) et nombre (pointillé) de monocarpiques (à gauche) et d'herbacées vivaces (à droite) aux stades initiaux : 1, parcelle S ; 2, parcelle J2 ; 3, parcelle A ; 4, parcelle J1 ; 5, sables de la Loire (NÉHOU, 1950) ; 6, friches de Picardie (GUYOT, 1942) ; 7, parcelle H ; 8, parcelle C ; 9, friches du Valois (JOVET, 1937) ; 10, parcelle F ; 11, friches crayeuses (LAURENT, 1921) ; 12, parcelle LA ; 13, parcelle LC ; 14, parcelle SNCF-D ; 15, parcelle SNCF-C ; 16, friches sur marnes (LAURENT, 1921).



observé sur tous nos terrains (1), à la seule exception de F où ils ne sont apparus que la deuxième année. D'ailleurs, il ne s'agissait pas en général de germinations destinées à disparaître, puisque sur 8 parcelles, ces espèces persistaient en 1954 (tabl. 49).

TABL. 49 - Nbre de phanérophytes des stades initiaux:	SNCF -C	H	C	SNCF -D	LA	LC	A	J1	J2	S	F
fugaces	1	1	0	3	3	0	2	0	1	1	0
persist. en 1954	6	5	4	3	2	2	1	1	0	0	0
total	7	6	4	6	5	2	3	1	1	1	0

b) Comparaison de SB et SC aux stades initiaux.

Des discordances parfois marquées s'observent aux stades initiaux entre SB et SC. Si, dans l'ensemble, le nombre d'*individus* d'espèces annuelles (donc la fréquence) est supérieur à celui des vivaces, il doit exister un écart en faveur des annuelles entre SC et SB.

C'est ainsi que les terrains suivants ont eu tout de suite un peuplement formé d'annuelles de fréquence élevée, avec des vivaces plus disséminées : C, J1, J2 et F. On doit y joindre S, où ne croissaient que des annuelles.

Au contraire, dans les autres terrains, les annuelles ont une fréquence moyenne initiale plus faible que celle des vivaces, qui se sont implantées d'emblée par nombreux individus ; ces vivaces peuvent être, soit des herbacées (hémicryptophytes surtout) : parcelles A et H, soit des hémicryptophytes et des chaméphytes : SNCF-D, soit des chaméphytes : LA, soit enfin des phanérophytes : SNCF-C et surtout LC.

c) Variations des spectres biologiques au cours de l'évolution des peuplements.

1) Spectre brut.

Les annuelles subissent toujours un recul, plus ou moins marqué suivant les terrains (fig. 53-SB) ; les hémicryptophytes progressent irrégulièrement (sauf sur LA où ils régressent, supplantés par les chaméphytes) (fig. 54-SB). En réalité, ces variations ne peuvent être correctement interprétées qu'en tenant compte du nombre correspondant d'espèces de chaque type biologique. On constate que le nombre d'*annuelles* (fig. 53) passe généralement par un maximum situé la deuxième année (terrains du Laboratoire et LA) ; il diminue immédiatement sur les parcelles LC, F et SNCF. Il y a donc bien régression absolue des annuelles, après une période d'implantation de 1 ou 2 ans. Parmi les *vivaces*, seules les hémicryptophytes subissent des variations importantes. On constate que leur nombre varie selon deux modalités (fig. 54, au milieu) :

1^o progression à peu près régulière : terrains LC, LA, C, A, S et H ;

2^o maximum la deuxième ou la troisième année : SNCF-C et D, F, J1 et J2.

La progression des vivaces est donc réelle dans le premier groupe de parcelles, mais ces espèces sont simplement *moins éliminées* que les annuelles dans le deuxième groupe (2). Les annuelles l'emportent même sur J1, entre la quatrième et la cinquième année.

1. HAMEL et DANSEREAU, 1949, p. 26 : « les plantules d'*Acer Negundo* et *A. platanoides* infestent parfois les endroits cultivés » ; nous avons retrouvé ces espèces sur plusieurs de nos terrains.

2. La proportion d'annuelles éliminées est toujours très forte : 100 % sur A, 96 % sur C, 92-91 % sur S, H, J2, 88-86 % sur LA et LC, 78-75 % sur SNCF-D et J1, 70 % sur F, 46 % sur SNCF-C (par rapport au nombre total de plantes disparues).

2) Spectre corrigé.

La figure 53 (SC) montre que l'importance relative des annuelles ne diminue pas régulièrement, au moins sur certains terrains (J2, LA, F, SNCF-C et D), et même que les monocarpiques peuvent s'étendre de nouveau, comme en J1.

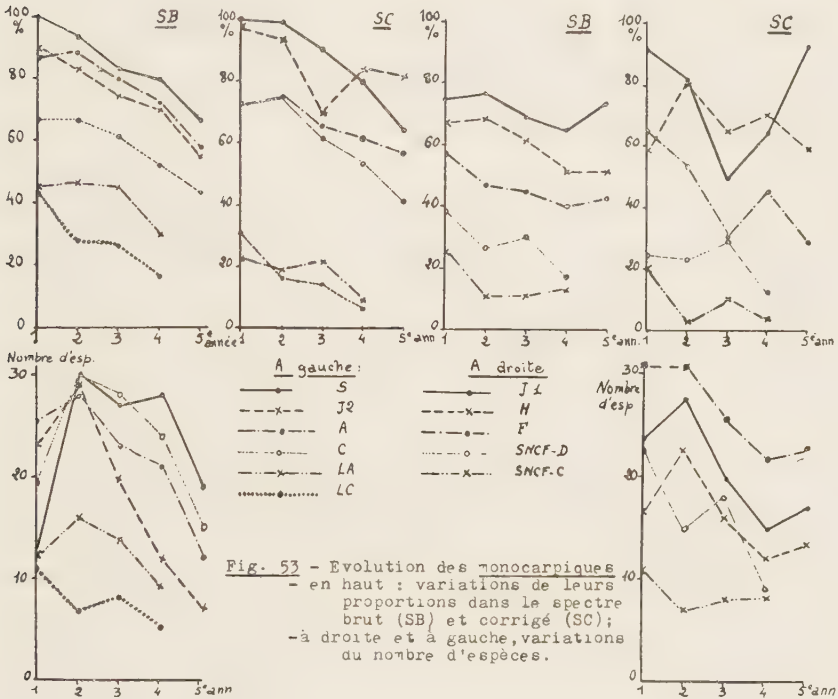


Fig. 53 - Evolution des monocarpiques
- en haut : variations de leurs proportions dans le spectre brut (SB) et corrigé (SC);
- à droite et à gauche, variations du nombre d'espèces.

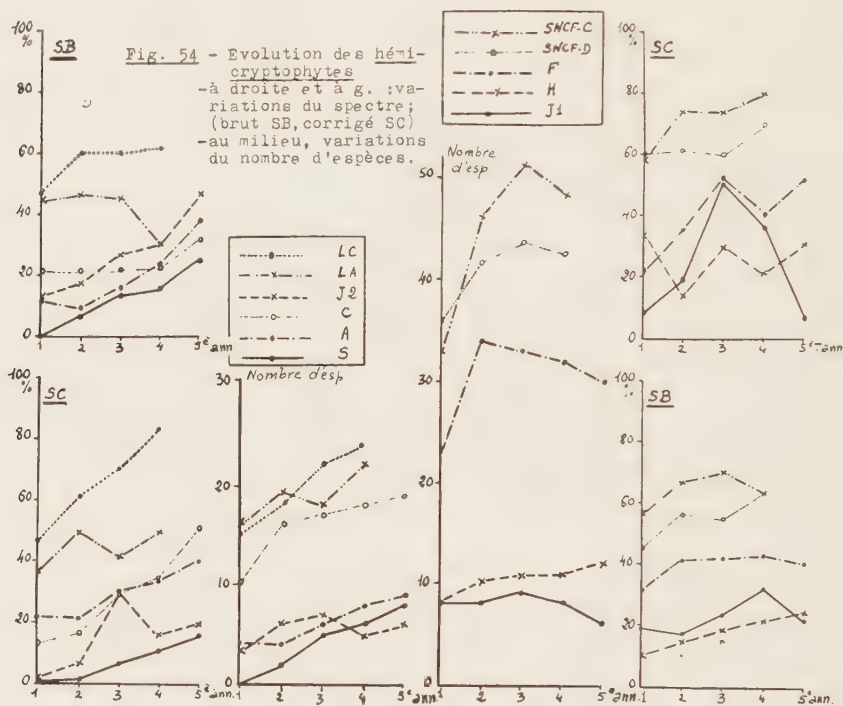
La même figure montre que, quelles que soient les variations des spectres, les terrains riches en annuelles à leur stade initial le restent ensuite : SB, surtout, montre que les variations sont sensiblement parallèles.

d) Spectres biologiques des peuplements totaux.

Ils sont rassemblés dans le tableau 50, dans lequel les parcelles sont classées selon l'importance décroissante des monocarpiques, les fugaces et introduites étant exclues.

TABL. 50 - Spectre biologique total. (%)	A	S	J2	J1	H	C	F	LA	LC	SNCF -D	SNCF -C
T+H2	80,9	80,4	80,4	76,1	69,5	64,9	52,4	50,0	40,9	33,3	20,8
H	17,0	15,2	19,6	19,5	18,4	21,0	34,5	39,6	45,5	52,8	61,1
G	0	2,2	0	2,2	0	1,7	4,8	0	4,5	1,4	1,4
Ch	0	0	0	0	0	0	7,1	6,2	0	6,9	6,9
P	2,1	2,2	0	2,2	13,1	12,3	1,2	4,2	9,1	5,6	9,8

Ce classement conduit à rapprocher des parcelles situées au même endroit, donc de même environnement. Nous remarquons une nouvelle fois que des terrains voisins de natures très diverses présentent beaucoup moins de différences floristiques que d'autres, édaphiquement identiques, mais placés dans des lieux différant par leur végétation.



On peut considérer, par exemple, que les parcelles du Laboratoire ont reçu les mêmes semences et probablement en quantités semblables pour la plupart. Les différences entre ces terrains doivent donc résulter de leur action sélective vis-à-vis des nouvelles venues. Que constatons-nous ?

TABL. 51 - Nombre d'espèces de chaque type biologique.	A	S	J2	J1	H	C	F	LA	LC	SNCF-D	SNCF-C
T+H2	38	37	37	35	52	37	44	24	18	24	15
H	8	7	9	9	8	12	29	19	20	38	44
G	0	1	0	1	0	1	4	0	2	1	1
Ch	0	0	0	0	0	0	6	3	0	5	5
P	1	1	0	1	6	7	1	2	1	4	7

La proportion des *monocarpiques* est exactement la même pour les terrains A, S et J2, de nature très différente, et plus faible sur J1 et surtout en H et C. On constate de même que leur nombre (tabl. 51) est partout

du même ordre de grandeur, mais cette fois ce sont J1 et H qui ont présenté un nombre d'espèces annuelles un peu inférieur à celui des autres parcelles. Ces deux terrains ont été les seuls à être occupés d'emblée par une végétation dense, comportant une espèce presque dominante : *Papaver dubium* pour J1, *Rumex Acetosella* pour H. J1 et J2 étant édaphiquement presque identiques, mais le deuxième ayant eu un peuplement plus lent, il semble donc bien que c'est la forte densité initiale de la végétation qui a empêché quelques annuelles de s'implanter.

Il existe également peu de différences dans le nombre et la proportion des *herbacées vivaces* (presque toutes hémicryptophytes) ; seule, la parcelle C en renferme un nombre nettement plus élevé. On peut en conclure que l'installation des vivaces est indépendante de la densité initiale du peuplement, mais est favorisée par la nature particulière du sol de la parcelle C.

Les arbres sont en plus grand nombre sur H et C. Nous savons déjà que, dans chaque groupe de parcelles voisines (L, SNCF), le terrain calcaire est toujours celui où les espèces d'arbres sont les plus nombreuses. Remarquons cependant que, contrairement à ce que l'on observe pour les plantes herbacées, il n'y a pas de rapport entre le nombre d'individus et leur vigueur, comme nous l'avons constaté en comparant C et H (fig. 42, p. 221).

On voit donc que le terrain C, qui présente le maximum d'espèces de chaque type biologique (tabl. 51) a été favorable à l'installation d'un peuplement varié. Sur H, un plus grand nombre d'annuelles ont été éliminées, mais les arbres se sont aussi facilement implantés. A, S, J1 et J2 ont empêché l'implantation de quelques annuelles, de vivaces relativement plus nombreuses et surtout de presque tous les arbres. Il est à noter en particulier que, contrairement à ce qu'on aurait pu penser, la parcelle S n'a pas permis l'implantation d'un nombre plus grand d'annuelles : au contraire, 4 d'entre elles ayant été introduites, le nombre de celles qui sont arrivées naturellement est parmi les plus faibles observées sur les parcelles du Laboratoire.

Il existe pourtant de nombreuses espèces du *Corynephorum* au voisinage de S. Rien ne s'opposait, en principe, à leur implantation, puisque, nous le verrons, on réussit à les y introduire. Mais ces plantes sont à la fois plus basses, plus dispersées et plus éloignées que les espèces banales de friches. Celles-ci ont pu peupler toutes les parcelles, mais S a été pour elles moins favorable.

L'importance de l'environnement, que nous voyons une fois de plus, se manifeste clairement si nous comparons les terrains enclavés en forêt. LC et SNCF-C, entourés d'une flore où, parmi les annuelles, celles du *Corynephorum* sont à la fois les plus abondantes et les plus proches, sont respectivement plus pauvres en thérophytes que LA et SNCF-D. De même, la richesse beaucoup plus grande de la végétation autour des parcelles SNCF explique que les vivaces, en particulier, y soient deux fois plus nombreuses que sur LA et LC.

4. — Coefficients de Communauté.

Mais cette influence de l'environnement se fait peut-être sentir fortement parce que nous sommes à des stades initiaux. Or, le coefficient de communauté entre les parcelles de même environnement, prises deux à deux, indique à tout moment le degré de ressemblance entre les peuplements. Ses variations doivent donc nous indiquer, en principe,

si les populations considérées tendent à se diversifier ou à se ressembler.

Le calcul de ces coefficients (Tabl. 52) montre que ces variations ne sont pas uniformes. Dans un premier cas, on distingue un maximum net des courbes représentatives : les peuplements « convergent » puis se différencient assez fortement. C'est le cas pour :

C avec A, J1 et J2,
J2 avec S et J1.

TABL. 52 - Variations au cours des premières années des coefficients de communauté entre les parcelles de même environnement.											
Années	1950	51	52	53	54		1950	51	52	53	54
TENDANCE A DIMINUER											
entre :						C et J2	40 %	56 %	45 %	37 %	30 %
C et A	57 %	53 %	46 %	51 %	48 %	S et J2	36	45	51	30	24
C et J1	48	49	43	41	32	J1 et J2	49	69	56	66	28
TENDANCE A AUGMENTER											
entre :						A et J1	45 %	45 %	49 %	53 %	52 %
A et J2	45 %	52 %	43 %	50 %	57 %	LA et LC	29	35	40	47	
A et S	27	52	36	38	40	SNCF-C					
C et S	23	48	46	48	44	et D	11	9	20	22	
H et J1	27	35	46	44	41						

D'autres parcelles tendent au contraire à avoir des peuplements de plus en plus semblables (au moins pendant la période considérée) : leurs coefficients de communauté progressent plus ou moins régulièrement. Ce sont surtout (fig. 112c) :

A avec J1, J2 et S,
S et C,
H et J1,
LA et LC,
SNCF-C et SNCF-D.

Pour les autres couples, les coefficients varient d'une manière irrégulière. On remarquera que des terrains voisins par leur édaphisme (C et A, par ex.) ou même presque identiques comme J1 et J2, n'ont pas un peuplement « convergent », contrairement à des parcelles opposées par leur sol (S et A, LA et LC, parcelles SNCF).

Le coefficient de communauté traduit pour chaque couple de terrains le rapport entre le nombre des espèces communes et celui des espèces spéciales ; si nous étudions ces nombres en valeur absolue, nous constatons que :

1^o Le nombre des espèces « spéciales » à chaque parcelle par rapport aux autres varie de la même façon ; il n'a tendance à croître pendant les premières années que pour C et S (Tabl. 53).

2^o Le nombre des espèces communes (Tabl. 54) passe sur les terrains du Laboratoire par un maximum, puis décroît ; il ne cesse de croître sur les parcelles SNCF et L.

L'examen des listes floristiques données d'autre part (p. 61, 75, 89, etc.) indique que, dans la plupart des cas, les espèces « spéciales » pour un couple de terrains du Laboratoire sont, dans les deux premières années surtout, de nouvelles venues qui, arrivées sur une des parcelles, s'implanteront ensuite sur l'autre et deviendront « espèces communes » : d'où l'augmenta-

tion du nombre de ces dernières et du coefficient de communauté. Ensuite, beaucoup d'espèces « communes » sont éliminées de l'un des terrains et redeviennent « spéciales ». Les Tableaux 52 à 54 traduisent donc davantage l'influence des phénomènes de compétition que celle de l'édaphisme, en particulier pour les parcelles du Laboratoire. Seuls, « SNCF » et « L », où la concurrence est encore faible, présentent une évolution différente.

TABL. 53-Parcelles du Laboratoire : nombre d'espèces spéciales à chacune, par rapport aux autres, en fonction de l'âge du peuplement.

ANNEES	50	51	52	53	54		50	51	52	53	54		50	51	52	53	54	
C par rapport à :	A	8	19	21	18	16	S	8	5	6	5	3	C	4	7	6	10	9
	S	21	21	20	17	15	H	21	10	13	11	7	H	4	10	13	11	7
	H	14	22	23	22	18	J1	18	11	13	16	8	J1	5	12	15	22	16
	J1	9	19	22	23	20	J2	10	11	10	11	6	J2	2	10	12	13	19
	J2	13	17	22	26	23		12	9	12	14	7		2	10	12	23	20
par rapport à :							par rapport à :						par rapport à :					
H	C	9	9	7	3	9	C	12	9	7	4	9	C	10	6	5	1	2
	S	17	13	11	10	13	A	13	15	10	5	8	A	9	12	10	2	1
	A	13	12	12	10	12	S	22	16	10	7	11	S	16	13	7	5	5
	J1	20	18	11	9	9	H	20	18	11	9	9	H	15	14	11	5	4
	J2	15	14	11	5	4	J2	13	7	9	7	15	J1	7	6	7	1	5

TABL. 54-Nombre d'espèces communes aux parcelles du Laboratoire, prises deux à deux, en fonction de l'âge du peuplement.

ANNEES	50	51	52	53	54		50	51	52	53	54		50	51	52	53	54			
Cet	S	21	27	23	24	18	A et	S	8	21	16	18	14	S et	S	7	20	17	13	12
	H	8	25	24	25	19		H	9	21	16	13	13		J1	10	20	19	16	12
	J1	15	24	21	20	16		J1	19	21	19	18	15		J2	10	22	20	12	8
	J2	20	27	22	19	14		J2	17	23	17	15	12							
	J2	16	29	22	16	11														
LA et LC							J1 et J2						H et J2							
							29 20 16 8						12 18 18 14 14							
							SNCF-D et SNCF -C						23 29 35 35							

Ce qui précède, ainsi que l'examen du tableau 48, p. 251 montre que l'évolution de la végétation se fait par sélection à partir de végétaux précocement arrivés. Nous retrouvons ici l'importance du premier peuplement. La figure 55 qui rassemble des données éparses dans les tableaux 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 35, montre l'importance relative des espèces de chaque âge dans le dernier peuplement étudié. On remarquera que, de façon générale, plus le peuplement est rapide, plus faible est l'importance des dernières venues. C'est ainsi que, dans presque tous les cas, la courbe à ordonnée maximum la première année a l'ordonnée minimum la dernière année. Ce sont les terrains à peuplement lent : S, LC, qui présentent la courbe la moins régulière et pour lesquels les plantes de dernière année ont le plus d'importance relative.

5. — Conclusions tirées des comparaisons quantitatives.

La comparaison quantitative des peuplements a mis en évidence les points suivants :

1° Le nombre d'espèces de stations en repeuplement ne cesse de diminuer avec l'âge de la population, après un maximum coïncidant sensiblement avec la fermeture du tapis herbacé.

2° Le nombre maximum d'espèces observées, ou richesse floristique, dépend essentiellement de la richesse floristique de l'environnement.

3° Le nombre d'espèces nouvelles observé chaque année diminue avec l'âge du peuplement, d'autant plus rapidement que la fermeture du tapis herbacé est plus précoce.

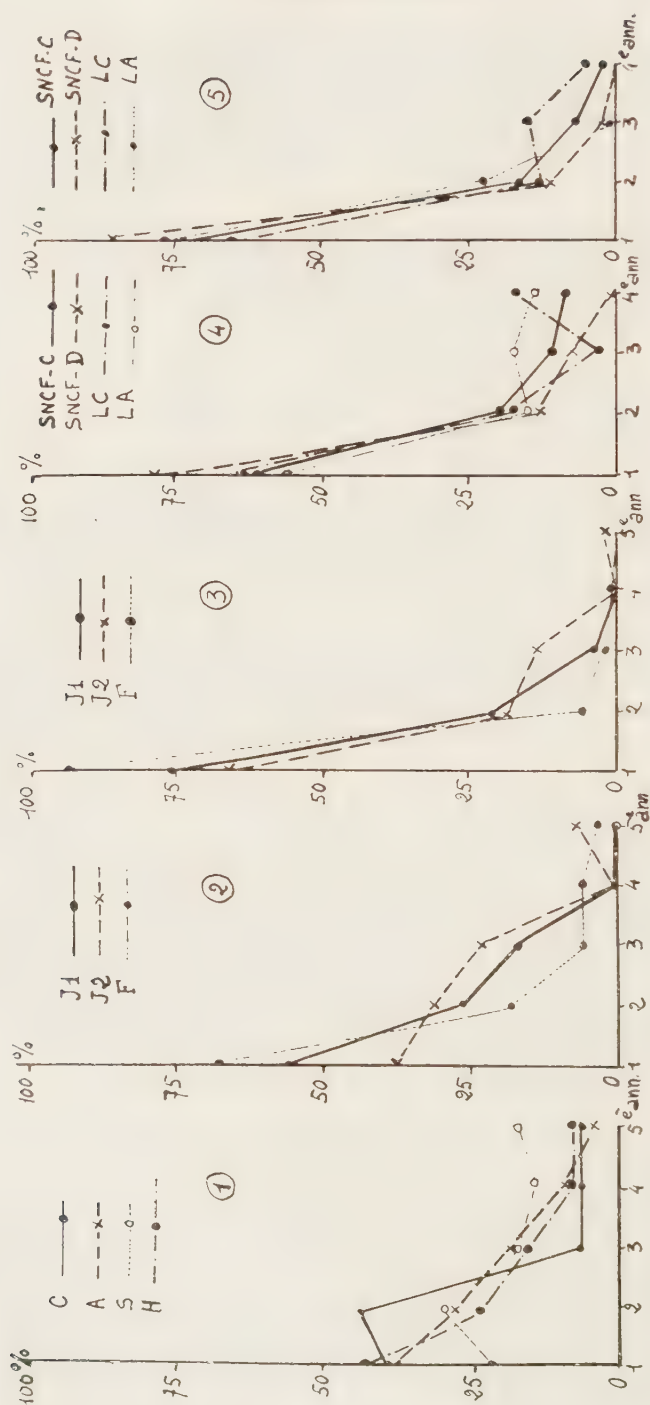


Fig. 55. — Importance des plantes de premier peuplement. 1, 2, 4 : proportion en 1954 du nombre d'espèces de chaque année ;
3, 5 : même chose, chaque espèce étant affectée de son coefficient de fréquence en 1954.

4° La proportion de monocarpiques aux stades initiaux est extrêmement variable ; elle est fonction de la nature du sol, mais l'environnement exerce ici encore une influence essentielle.

5° La proportion de monocarpiques diminue en général avec l'âge des peuplements. Cette évolution est due essentiellement à la diminution du nombre des annuelles ; le nombre de vivaces n'augmente pas toujours ; s'il était initialement faible, il reste relativement peu important.

6° Le spectre biologique du peuplement total dépend également surtout de l'environnement ; le sol intervient en second lieu.

7° On peut donc distinguer deux phases dans chaque peuplement :

a) *une phase de colonisation*, où l'installation de nouvelles espèces, venues de l'environnement immédiat, l'emporte sur l'action sélective du sol ; la compétition entre espèces est encore faible ; à la fin de cette phase, le nombre d'espèces communes aux parcelles de même environnement est élevé (Tabl. 54) ;

b) *une phase de sélection*, à la fois sous l'influence du sol et de la compétition entre espèces ; l'installation de nouvelles plantes devient difficile ; les peuplements de même environnement se différencient ; le nombre de leurs espèces communes diminue (Tabl. 54).

8° Le stock floristique à partir duquel se fait la sélection dépend donc surtout du premier peuplement ; la compétition entre espèces dépend de la nature de ces espèces et de la façon dont elles ont pu occuper le terrain, donc de leur ordre d'arrivée. Le premier peuplement a, pour toutes ces raisons, une importance fondamentale dans l'évolution future de la végétation.

Ces conclusions partielles sont en bon accord avec les observations qualitatives précédentes et dès maintenant, nous pourrions préciser et compléter les idées émises p. 214 à propos des parcelles calcaires.

Mais plusieurs faits ont été mis en évidence plutôt par le raisonnement que par l'observation directe. Il importe en particulier de vérifier si certaines parcelles sont bien capables d'avoir une flore plus caractéristique que celle qui y a été régulièrement constatée. Il nous a semblé jusqu'à présent que l'absence d'espèces à écologie spécialisée était due à une dispersion insuffisante ; mais le sol (souvent en réalité réduit à une roche-mère) a peut-être empêché leur développement ?

Des essais d'introduction et de semis vont nous le montrer.

VI. — ESSAIS D'INTRODUCTIONS SUR LES TERRAINS DU LABORATOIRE

Dès la seconde année (hiver 1950-51), j'ai été étonné par la pauvreté en espèces vraiment caractéristiques des peuplements du Laboratoire. Il me semblait que de nombreuses psammophiles plus ou moins calcifuges, en particulier, auraient dû normalement s'implanter sur le terrain S, puisqu'elles étaient abondantes au voisinage.

Cette pauvreté pouvait tenir à deux causes :

1° Le sol est impropre au développement de ces espèces. Cela est fort possible, pour deux raisons :

— pour S (et autres terrains artificiels), le substrat offert aux plantes n'est pas un véritable *sol*, mais une *roche*. Ces espèces ne pourraient vivre qu'après une certaine transformation du substrat, dont la surface

au moins serait enrichie en Bactéries, Champignons, produits organiques... caractérisant un sol pédologique ;

— la composition chimique des terrains peut ne pas convenir : par exemple, les psammophiles du *Corynephorum* ne sont pas, en général, des calcifuges absolues (Guyot, 1944) ; peut-être l'absence de certains éléments chimiques (de traces de calcium...) suffit pour empêcher l'apparition de ces espèces sur S.

A vrai dire, il ne manque pas d'affleurements rocheux ou sableux dépourvus de matières organiques comme nos terrains artificiels, et qui pourtant présentent une flore très caractéristique : falaises crayeuses de la Seine (Allorge, 1921), corniches lutétiennes à *Fumana* (MB, 1954), sables blancs à *Teesdalea nudicaulis* (P. Jovet, 1949)... Dans ce dernier cas et en particulier à Fontainebleau, sur sables stampiens, l'extrême pauvreté en cations du substrat n'empêche pas une végétation bien typique d'apparaître : elle présente peu d'espèces, mais conserve les xérophiles et psammophiles les plus strictes (Allorge, 1921). Or, le terrain S, formé de sables de Fontainebleau, est au contraire pauvre en plantes spéciales, mais renferme au total autant d'espèces que les autres terrains artificiels.

2° La pauvreté de nos peuplements vient donc peut-être du fait que les plantes caractéristiques n'y sont pas arrivées.

Si on introduit, de façon bien contrôlée, des espèces caractéristiques sur les parcelles étudiées, cette deuxième cause n'intervient plus et on peut espérer mettre en évidence l'influence du sol.

Cependant, on peut objecter que de telles introductions risquent de perturber l'évolution naturelle des parcelles : d'où la nécessité de n'introduire que de petites plantes. On peut penser aussi qu'avec un peu de patience, les espèces introduites seraient peut-être venues d'elles-mêmes plus ou moins tard ; une date convenable, assez tardive, et un choix judicieux des espèces à introduire, sont donc nécessaires.

Deux sortes d'essais ont été tentés :

- plantations de très jeunes rosettes en 1951,
- semis en 1953.

A. — PLANTATION DE QUELQUES ESPÈCES (1951).

Précautions prises.

Les plantes ont été choisies aussi jeunes que possible, de façon à limiter l'importation de produits nutritifs. Il s'agissait de minuscules rosettes à 2-3 feuilles, appartenant à des espèces annuelles (appareil souterrain très réduit). Pour la même raison, et pour éviter l'introduction d'autres semences, les jeunes plantes ont été soigneusement lavées (1). Elles ont été introduites en nombre déterminé (5 rosettes groupées pour chaque espèce), sur des endroits des parcelles étudiées restés nus (C, A, S) ou à végétation clairsemée (II). Les terrains « J » ayant déjà une végétation très dense, les plantations ont été faites sur un carré voisin, de même nature et privé de végétation.

La plantation a eu lieu le 1^{er} mars 1951. Quelques arrosages à l'eau de pluie ont facilité la reprise.

1. Il se peut que quelques éléments de la microflore aient été ainsi introduits. Les semis permettront de répondre à cette objection.

Espèces choisies.

Les précautions précédentes ne peuvent être prises qu'avec de très petites annuelles, ce qui oblige à se limiter à des plantes du *Corynephorum*. Il fallait aussi que les jeunes rosettes de ces plantes soient identifiables, ce qui m'a conduit à éliminer plusieurs espèces intéressantes, mais pouvant être confondues à leurs premiers stades. Enfin, j'ai choisi de préférence des plantes totalement absentes des environs du Laboratoire, à une seule exception : *Erodium cicutarium*, présent à une trentaine de mètres et qui ne s'était pas disséminé au voisinage. Ainsi, on peut penser que les plantes apparues les années suivantes sont bien les descendantes des espèces introduites et ne résultent pas de graines venues du voisinage. En dehors de l'*Erodium*, espèce choisie pour sa grande plasticité écologique, deux espèces psammophiles et calcifuges ont été retenues : *Teesdalea nudicaulis* et *Plantago ramosa*, ainsi que deux plantes considérées comme nettement calcicoles (Guyot, 1944) : *Alyssum calycinum* et *Silene conica*.

*Résultats.**Erodium cicutarium.*

Le 18 avril 1951, tous les individus plantés ont fleuri ; sur A et S, leur taille est nettement plus petite que sur C, H et J. Toutes ces plantes ont ensuite normalement fructifié et ont dépassé 15-20 cm sur H et J. La transplantation n'a donc pas perturbé le développement des jeunes plantes.

Les années suivantes, *Erodium* s'est peu multiplié : sa fréquence maximum a été 3 sur C et A, où son développement a été normal. Sur S et H, il est réapparu des individus isolés en 1953. Bien que cette plante passe pour polyécique, elle n'a donc pu se multiplier sur les sols sans calcaire et acides. Elle semble d'ailleurs près de son optimum sur les sols de jardin renfermant 2 à 4 % de CO_3Ca (1).

La disparition de l'*Erodium* sur C et A en 1954 est probablement due à la concurrence. Remarquons qu'à partir de 1953, il est apparu pour la première fois, puis s'est multiplié à proximité des terrains étudiés, à la fois dans la « Luzerne » et les cultures sarclées ; son origine à partir des individus plantés n'est pas douteuse. Cette observation prouve que, *bien que capable de vivre sur ces terrains, Erodium cicutarium n'y était pas encore arrivé*. Son absence des parcelles SNCF et L s'explique de la même façon.

Alyssum calycinum.

Le 18 avril 1951, tous les individus plantés étaient visibles. Sur C et A, ils étaient vigoureux et rameux ; leur croissance avait été faible sur S, H et J. Un seul était prêt à fleurir, sur S. Toutes ces plantes ont ensuite normalement fleuri et fructifié, sauf sur J où les grandes Graminées annuelles (*Bromus*) les concurrençaient fortement.

L'année suivante, *Alyssum* n'était plus visible sur J, H et S. Pour le troisième terrain au moins, la concurrence n'est pas en cause. Cette plante apparaît ainsi comme nettement calcicole (comme prévu) et plus sensible à la concurrence que l'*Erodium* sur sols faiblement calcaires.

1. L'étude statistique sur F (voir tableau 28, p. 176 et tableau 30, p. 181) montre qu'elle s'est d'abord multipliée sur les parties calcaires avant de gagner temporairement tout le terrain.

Sur les parcelles calcaires, elle s'est beaucoup multipliée (fr. max. 6 sur C et 17 sur A ; cf. fig. 14, p. 71) et a été moins sensible à la concurrence que l'*Erodium* (elle persistait en 1954). Nous ne pouvons que souscrire aux conclusions de Ducel, Guérillot et Guyot, 1944, qui font de cette plante un réactif des « sols à réaction franchement alcaline et plus ou moins bien pourvus de calcaire » (1).

La comparaison d'*Erodium* et d'*Alyssum* nous permet une autre remarque : en l'absence de concurrence, ces deux plantes coexistent sur J (pH 7,5, 2 à 4 % de CO_3Ca) et sur C et A (pH 8,4, 30 à 90 % de CO_3Ca). La concurrence élimine *Alyssum* de J, *Erodium* de C et A : elle réduit l'amplitude écologique de ces plantes.

Silene conica.

Si le 18 avril 1951, tous les individus plantés étaient visibles, cette plante s'est vite révélée comme beaucoup plus « fragile » que les deux précédentes. En effet, à la fin de mai, presque toutes les rosettes avaient disparu sans fleurir, à l'exception d'un individu sur S et sur J.

Sur S, la plante est restée naine, mais a donné des descendants fertiles, également nains, jusqu'en 1953 (fréq. max. 4) ; sur J, elle a été très vigoureuse, mais n'est pas reparue en 1952.

Il est donc probable que cette espèce n'a trouvé sur aucun terrain l'ensemble des conditions qui lui conviennent, c'est-à-dire un sol à la fois sableux et calcifère. Elle a tout de même survécu sur S, malgré l'absence de calcaire, mais non sur A et C (sol trop compact) (2).

Plantago ramosa.

Le 18 avril 1951, tous les individus plantés étaient visibles et vigoureux, mais au moment de la floraison, les plantes situées sur C, A et H ont dépéri et disparu. Plusieurs pieds de taille inégale ont fleuri sur S ; tous subsistaient sur J, vigoureux et florifères.

L'année suivante, aucun *Plantago* n'a été visible, mais un pied isolé et nain a été vu en 1953 sur S. Il est difficile de conclure.

Teesdalea nudicaulis.

Le 18 avril 1951, les plantes se présentent ainsi :

- sur S et J, les cinq individus sont normaux et plusieurs présentent des hampes florales en croissance, avec des boutons floraux visibles ;
- sur C, les cinq individus ont des feuilles crispées, mais présentent tous de petites hampes florales avec boutons floraux ;
- sur H, les cinq individus sont normaux, mais sans hampes florales ;
- sur A, une plante est morte ; les autres sont crispées et sans hampes florales.

En mai, *Teesdalea* a disparu sur A et H. Partout ailleurs, elle a fleuri, même sur C (3), mais elle n'a bien fructifié que sur S. L'année suivante, deux individus ont fructifié au même point sur S ; leur emplacement

1. Cette plante s'est également répandue dans la « Luzerne » voisine, moins abondamment et à plus faible distance qu'*Erodium*.

2. Et peut-être trop calcaire. GUÉRILLOT, GUYOT et MOREL, 1938-41 constatent que le développement de cette plante est freiné, en culture, pour des teneurs en calcaire de 27,8 et 48,8 %.

3. Cette plante, qui n'est probablement pas une simple acidiphile et calcifuge, paraît éagir de façon intéressante aux divers facteurs du sol. Signalons que sur C, *Teesdalea* paraissait en mauvais état physiologique et prête à mourir fin avril, après une assez longue période de sécheresse et de soleil. Après deux semaines de temps couvert et pluvieux, la plante avait repris son aspect normal et achevé sa floraison ; il est même apparu de rares fruits. Je n'ai pu, faute de temps, reprendre ces observations.

a été occupé la même année par des touffes de *Setaria*, ce qui explique peut-être leur disparition en 1953.

Les essais de plantation prouvent que la nature du substrat des parcelles étudiées n'est pas un obstacle à l'installation d'espèces à faible amplitude écologique. Ces espèces, même présentes à des distances relativement faibles (comme *Erodium*) ne seraient pas venues si elles n'avaient été introduites. D'autre part, la concurrence des plantes plus banales limite l'expansion de ces espèces spéciales, ou même les fait disparaître : il ne suffit donc pas que les semences d'une plante tombent sur un sol édaphiquement favorable pour que cette plante apparaisse.

Les quelques observations précédentes ont pu être complétées par des semis d'autres espèces, dans des conditions variées de compétition.

B. — SEMIS (mars 1953).

Les graines en provenance du Jardin écologique et du Jardin alpin du Muséum (1) furent semées de la façon suivante :

a) Sur trois surfaces « neuves » de 1 m², identiques à certaines parcelles étudiées dans leur état initial : l'une (C53) est formée de calcaire identique à C, une autre (S53), de sable de Fontainebleau, la dernière est délimitée dans la culture sarclée (J53) ; cette dernière parcelle a été débarrassée des espèces qui y sont arrivées naturellement et qui risquaient de concurrencer les plantes semées, pendant l'année 1953, mais non en 1954.

b) Sur de petites surfaces (5 × 5 cm) délimitées sur les parcelles étudiées ; ces surfaces furent débarrassées de leur végétation, mais le sol a gardé sa pellicule de matières organiques et de débris végétaux. La situation de ces petits carrés était telle que l'insolation y était assez grande.

c) Dans les parties à végétation dense de ces mêmes terrains.

Les espèces semées étaient les suivantes :

1^o Espèces calcifuges des landes et du *Corynephorum* :

<i>Helianthemum guttatum</i>	<i>Rumex Acetosella</i>
<i>H. umbellatum</i>	<i>Spergula arvensis</i>
<i>Jasione montana</i>	<i>Spergularia campestris</i>

On peut s'étonner de trouver ici la Petite-Oseille ; mais cette espèce, commune dans le Jardin du Laboratoire et sur H, ne s'étant introduite dans aucune des autres parcelles, il est certain que son apparition ultérieure, en abondance, a bien été la suite du semis.

2^o Espèces de l'association des sables calcaires à *Silene Otites* et *Veronica spicata* (R. Gaume, 1935) :

<i>Artemisia campestris</i>	<i>Statice plantaginea</i>
<i>Silene Otites</i>	<i>Veronica spicata</i>

3^o Espèces de la pelouse calcaire à *Sesleria caerulea* :

<i>Aster Amellus</i>	<i>Veronica prostrata</i>
<i>Geranium sanguineum</i>	<i>V. Teucrium</i>
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	

Toutes ces plantes font partie de la végétation spontanée près de Fontainebleau et beaucoup sont communes au voisinage. Rappelons qu'un pied de *Veronica prostrata*, qui ne s'est jamais multiplié, se trouve sur la pelouse voisine à une vingtaine de mètres de C.

1. Prélevées sur les plantes, donc dépourvues d'éventuelles espèces de la microflore, qui pourraient leur être indispensables (voir note 2, p. 213).

Les semis ont été effectués au début de mars 1953 dans de légères dépressions, afin d'éviter autant que possible l'entraînement des semences. Sur le sable, où cet entraînement est particulièrement facile (cf. p. 77), des baguettes de bois ont été disposées pour servir éventuellement de point d'arrêts. Un arrosage à l'eau de pluie, effectué avec précaution pendant quelques jours, a permis une fixation satisfaisante de la plupart des graines. La position de chaque espèce a été repérée.

Le stock de graines disponible n'a pas permis de semer chaque espèce avec une égale abondance. Le tableau 55 indique, dans chaque cas, l'importance du semis, selon l'échelle ci-après :

- 1 : semences peu nombreuses (5-15 graines),
- 2 : semences nombreuses (30-50 graines),
- 3 : semences très nombreuses (plus de 100 graines : espèces à semences très petites).

TABL. 55 - Semis sur des sols nus (N), dénudés dans des peuplements anciens (D), ou dans des parties à végétation fermée de ces mêmes peuplements (P). Semences peu nombreuses (1), nombre (2), très nombre (3).

Espèces semées :	J 53 N	S 53 N	C 53 N	A D	E F	C D	P F	S D	P F	H D	F F	J 1 :	J 2 :
<i>Artemisia campestris</i>	1	1	1	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>Aster Amellus</i>	1	2	2	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>Geranium sanguineum</i>	1	1		1	2	1	2	1	2			2	2
<i>Helianthemum guttatum</i>	1	1		1	2	1	2	1	2			2	2
<i>H. umbellatum</i>	1	2	2	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>Jasione montana</i>	1			1	2	1	2	1	2	1		2	2
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	1	2	2	1	2	1	2	1	2			2	3
<i>Rumex Acetosella</i>	1	3	3	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>Silene Otites</i>	1	1	1	1	2		2		2			2	2
<i>Spergula arvensis</i>	1	3	3	2	2	1	2	1	2			2	2
<i>Spergularia campestr.</i>	1	3	3	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>Statice plantaginea</i>	1	2	2	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>Veronica prostrata</i>	1	1	1	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>V. spicata</i>	1	2	2	1	2	1	2	1	2			2	2
<i>V. Teucrium</i>	1	2	2	1	2	1	2	1	2			2	2

Des germinations ont été visibles dès avril ; beaucoup ont pu être déterminées, d'après leur forme et leur position. Certaines ont disparu, d'autres se sont développées sans fleurir dans l'année, mais plusieurs ont fleuri dès 1953. Quelques-unes, restées invisibles durant le printemps et l'été 1953, se sont développées en automne 1953 (*Jasione montana* par exemple) ; plusieurs espèces n'ont fleuri qu'en 1954.

Résultats des semis.

A. — PARCELLES NOUVELLES, SANS VÉGÉTATION PRÉEXISTANTE

De façon générale, les semis ont été efficaces : le développement complet de plantes caractéristiques s'est effectué, en particulier sur S 53 et C 53, montrant par là que la présence d'un « sol » pédologique n'est pas nécessaire à l'implantation d'une végétation originale.

1) Plantes des sables siliceux :

Jasione montana : elle n'a été semée que sur « J 53 » ; son apparition a été assez tardive : les rosettes de cette plante étaient visibles en septembre 1953 ; elle a fleuri en 1954, d'ailleurs peu abondamment ; elle restait visible en avril 1955.

Rumex Acetosella : elle a eu un développement rapide et important sur « S 53 », où elle a fleuri et multiplié ses rosettes en 1953, 1954 (phot. 17) et 1955. Quelques rosettes grêles ont fleuri en 1954 sur « J 53 ». Elle est restée invisible sur les autres terrains.



PHOT. 17. — Parcelle S 53 début mai 1954. *Rumex Acetosella* fleuri : un pied isolé, mais à droite la plante est abondante dans le peuplement dense où, parmi les tiges de *Spergula arvensis* fleurissent de nombreux *Spergularia campestris*. A gauche, quelques *Bromus* à un seul épillet.

Spergula arvensis : sur « S 53 », elle a donné très vite une colonie dense, vigoureuse (hauteur 15-20 cm) et très florifère ; d'autres individus, résultant de semences entraînées par l'eau et par le vent, étaient isolés près des obstacles et sur les bords ; leur vigueur est restée faible (haut. 5 cm), mais ils ont fleuri. La plante a été beaucoup moins abondante en 1954, mais s'est multipliée de nouveau au printemps 1955.

Sur « J 53 », cinq individus peu vigoureux (h. max. 6 cm) et dispersés ont fleuri. Il en est apparu deux, grêles et peu vigoureux, à floraison médiocre, en 1954 ; *Spergula arvensis* a disparu en 1955.

Sur « C 53 », la plante a parfaitement germé, en abondance, en avril 1953 (1). Dès juillet de la même année, elle a totalement disparu.

Spergularia campestris : sur « S 53 », les semences ont été entraînées ; deux individus ont fleuri en 1954, à 70 cm du semis initial, en bordure

1. GUÉRILLOT, GUYOT et MOREL, 1940-41, constatent que cette plante disparaît en culture à plus de 9 % de calcaire. Au-dessus de cette calcimétrie, elle germe mais on constate rapidement la fonte des semis, ce qui concorde avec nos observations.

de la surface d'expérience. Ces plantes, très vigoureuses (diamètre 15 cm à la floraison), ont donné en 1954 d'assez nombreux individus, plus petits, mais florifères ; elles existaient avec le même aspect en 1955.

Sur « J 53 » un seul individu (h. max. 4 cm), pauciflore, est apparu au lieu du semis. La plante n'a pas été observée en 1954, ni à aucun moment sur « C 53 ».

Helianthemum umbellatum n'a germé nulle part, ni *H. guttatum*, semé en très faible quantité.

Nous avons donc la preuve que le substrat de sables de Fontainebleau permet, au moins en l'absence de toute concurrence, le développement vigoureux de trois espèces : *Spergula arvensis*, *Spergularia campestris* et *Rumex Acetosella*, qui auraient donc parfaitement pu s'implanter sur S, surtout au début de son peuplement. La dernière est particulièrement intéressante, car son absence sur S démontre que les nombreux porte-semences de *Rumex Acetosella* existant à 15-20 m (et plus) de la parcelle S n'ont pu lui envoyer des semences de façon efficace.

Ces plantes sont éliminées sur le calcaire de Brie (C 53) ; sur J 53, renfermant au moins 2 % de calcaire et à pH 7,5, elles ont eu un développement médiocre mais ont tout de même fleuri ; cependant, leur faible vigueur ne leur aurait pas permis de supporter la concurrence des espèces banales : en 1954, au milieu des herbes denses, elles étaient bien près de disparaître. Elles semblent donc bien calcifuges et acidiphiles (1).

Jasione montana au contraire a fleuri en 1954, et nettement mieux supporté la concurrence des herbacées banales sur J 53 ; elle y semble donc plus près de son optimum édaphique et tolère des traces de calcaire, conformément à l'opinion de Ducet, Guérillot et Guyot, 1944. Elle se serait certainement aussi développée sur S si une quantité suffisante de graines avait permis de l'y semer.

2) Plantes de sables calcaires.

Artemisia campestris s'est vigoureusement développée sur J 53 (diamètre maximum des touffes : 23 cm) et un peu moins sur S 53 (phot. 18) (diamètre : 11 cm). La floraison a été normale en 1954, et en avril 1955, de fortes touffes étaient visibles (plus belles sur J 53). Sur C 53, les germinations ont été rares et les plantes chétives (1 cm en octobre 1953, 5 cm en juillet 1954). Aucune floraison n'a été encore observée sur C mais la plante subsistait en avril 1955.

Silene Otites est très vigoureux dès 1953 sur J 53 (diamètre maximum des rosettes : 11,5 cm). Il a fleuri en 1954, mais semblait supporter plus difficilement qu'*Artemisia* la concurrence des hautes herbes. Néanmoins, ses rosettes étaient aussi belles en avril 1955.

Sur S 53 et C 53, les germinations ont été plus rares et les rosettes plus petites (2-5 cm), mais les plantes ont fleuri en 1954. La vitalité a été de plus en plus forte sur le calcaire : en avril 1955, C 53 portait de nombreuses petites rosettes, parfois groupées, tandis qu'une seule subsistait, minuscule, sur S 53 (2).

Statice plantaginea.

Elle a eu rapidement un bon développement sur tous les terrains (diamètre max. sur S 53 : 22 cm, phot. 18 ; sur J 53 : 11 cm ; sur C 53 : 9,5 cm).

1. En avril 1955, quelques rosettes de *Rumex Acetosella* subsistaient néanmoins sur J 53.

2. Observation conforme à celles de GUÉRILLOT, GUYOT, MOREL, 1940-41, à la suite d'essais de culture.

Notons cependant que toutes les plantes isolées, et plus de la moitié des plantes en groupes, avaient disparu sur les trois parcelles : l'élimination constatée a été particulièrement sévère sur S 53 pour les plantes isolées, qui y étaient plus nombreuses.

Les rosettes subsistant ont fleuri l'année suivante sur S 53 et C 53 : elles étaient visibles en avril 1955. Sur J 53, les *Statice* groupées en une belle touffe ont disparu à la fin de l'été 1953, pour une raison accidentelle : elles ont été sectionnées sous le collet par un ver blanc. Cette destruction fortuite permet cependant quelques remarques :



PHOT. 18. — S 53 début mai 1954. De gauche à droite : *Statice plantaginea* en rosettes vigoureuses, petites touffes d'*Artemisia campestris*, puis *Erodium* (non semé) ; au fond, plusieurs petits *Bromus sterilis* à un seul épillet.

1° si plusieurs colonies de *Statice* s'étaient développées en des points différents, les chances de survie auraient été naturellement plus grandes. Il en aurait été de même si la plante avait été abondante au voisinage (nombreuses semences dans le sol, ou arrivant facilement de l'extérieur) :

2° le sol J convient bien à la larve du Hanneton : il est meuble, modérément humide, riche en racines. Les parcelles S 53 et surtout C 53, cette dernière trop compacte, lui sont certainement beaucoup moins favorables.

On voit que, bien que la destruction de *Statice plantaginea* soit accidentelle, sa probabilité était bien plus forte sur la parcelle J 53.

Veronica spicata a donné une seule germination sur C, rapidement disparue.

A l'exception de cette dernière, les plantes de « sables calcaires » se développent normalement sur les trois terrains. Les deux premières paraissent avoir leur optimum sur J 53, la troisième sur S 53. En l'absence de concurrence, ces plantes peuvent vivre dans des conditions différentes : *Artemisia campestris* sur S 53, *Silene Otites* sur C 53. Au contraire, une plante soumise à une forte concurrence, et peu abondante, même au voisinage de son optimum (comme *Statice* sur J 53) a beaucoup moins de chances de se maintenir.

3) Plantes de pelouses calcaires sur sol rocailleux.

Parmi elles, *Geranium sanguineum* n'a pas été semé sur C 53 ; mais l'observation de SNCF-C a montré que cette plante germe très bien sur le calcaire nu. Elle n'a pas été visible sur les autres parcelles, où elle a été semée. Pourtant, elle germe aussi sur un sol acide et dépourvu de calcaire, tel que celui de SNCF-D.

Les succès ont été peu nombreux parmi les plantes de ce groupe, puisque seule *Veronica prostrata* a germé. Encore la proportion de réussite a-t-elle été faible : un seul individu est apparu sur chacune des parcelles. Sur C 53 et S 53, les plantes sont restées très petites et n'ont pas fleuri avant 1955. Sur J 53, au contraire, le développement de *Veronica prostrata* a été rapide, et malgré la concurrence des grandes Graminées, elle était dès 1954 plus vigoureuse et florifère que l'individu de la même espèce vivant à l'état spontané dans la pelouse voisine, observé depuis 1949 (phot. 19).

Signalons enfin que plusieurs espèces plantées en 1951, et qui s'étaient répandues dans les parties clairsemées de la végétation voisine, se sont rapidement introduites :

— en S 53 : *Alyssum calycinum*, assez abondant, a bien fleuri, quoique très petit (1-2 cm) ; *Erodium Cicutarium* (diamètre 4 cm), bien fleuri, a été moins abondant (1) ;

— en J 53 : *Alyssum calycinum*, *Erodium* et *Plantago ramosa* ont été toutes trois représentées par d'assez nombreux individus, vigoureux pour la plupart (plus de 15 cm.) ;

— en C 53 : *Alyssum calycinum* peu abondant, petit (2-4 cm), mais bien fleuri.

En résumé, chacune des nouvelles parcelles présentait en juillet 1954 la végétation suivante, dans laquelle les espèces semées en 1953 (+) ou introduites sur les terrains voisins en 1951 (—) étaient les plus visibles :

J 53.		J 53.	
— <i>Alyssum calycinum</i>	1.1	— <i>Erodium cicutarium</i>	1.2
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.2	+ <i>Jasione montana</i>	1.1
<i>Bromus mollis</i>	2.2	— <i>Plantago ramosa</i>	1.2
<i>Br. tectorum</i>	+	<i>Poa angustifolia</i>	+
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	+ .1	<i>P. annua</i>	+ .1
+ <i>Artemisia campestris</i>	+ .1	+ <i>Rumex Acetosella</i>	+
<i>Digitaria sanguinalis</i>	+ .1	+ <i>Silene Otites</i>	1.1
<i>Eragrostis minor</i>	1.2	+ <i>Spergula arvensis</i>	+
<i>Erigeron canadense</i>	+ .1	+ <i>Veronica prostrata</i>	+ .1

Cet ensemble se rattache de façon évidente à une végétation psam-mophile de type *Corynephoretum* ; plusieurs espèces (*Alyssum*, *Silene*)

1. Ces apparitions sur S montrent que ce n'est pas l'introduction d'une microflore favorable avec les rosettes plantées en 1951 qui avait permis le développement de ces plantes sur les sols artificiels.

indiquent classiquement un sol plus ou moins calcaire et non acide ; d'autres (*Bromus*, *Capsella*) montrent que cette végétation est consécutive à l'abandon de cultures. En somme, l'examen de la flore renseigne ici exactement sur la nature du sol et les circonstances du peuplement.

S 53.		S 53.	
— <i>Alyssum calycinum</i>	1.1	<i>Poa annua</i>	+
+ <i>Artemisia campestris</i>	+ .1	+ <i>Rumex Acetosella</i>	2.2
<i>Bromus mollis</i>	+	+ <i>Silene Otites</i>	+ .1
<i>Br. sterilis</i>	+	+ <i>Spergula arvensis</i>	1.2
<i>Capsella Bursa-pastoris</i>	+	+ <i>Spergularia campestris</i>	1.1
<i>Cerastium semidecandrum</i>	+	+ <i>Statice plantaginea</i>	+ .2
<i>Eragrostis minor</i>	+	+ <i>Veronica cf. prostrata</i>	(+)
— <i>Erodium cicutarium</i>	+ .1		



PHOT. 19. — Parcelle J-53 début mai 1954. Floraison de *Veronica prostrata* semée en 1953 (un seul individu en une grosse touffe). Les hautes herbes sont *Bromus mollis* et *tectorum*. A droite, jeunes *Plantago ramosa* (introduits au voisinage en 1951).

C'est une végétation de sables secs, imprégnée légèrement d'annuelles de triches, mais où l'absence de calcaire n'apparaît pas avec évidence : un examen purement floristique, appuyé sur les données classiques, conduirait ici à une erreur dans l'appréciation de la calcimétrie du sol.

C 53.		C 53.	
— <i>Alyssum calycinum</i>	1.1	<i>Eragrostis minor</i>	+
+ <i>Artemisia campestris</i>	+.1	+ <i>Silene Otites</i>	+.1
<i>Bromus mollis</i>	+	+ <i>Statice plantaginea</i>	+.2
<i>Br. tectorum</i>	+	+ <i>Veronica cf. prostrata</i>	(+)
<i>Cerastium semidecandrum</i>	+.1		

Ce dernier relevé, s'il correspond bien à un sol calcaire, ne serait certainement pas interprété par un phytosociologue comme le peuplement d'un sol formé par des graviers à très gros éléments.

B. — Parcelles déjà peuplées.

Aucune des espèces semées au sein des *parties denses* du peuplement herbacé n'est apparue en 1953 ou 1954. Malgré le grand nombre de semences employées, la concurrence des plantes déjà en place a empêché toute germination.

Sur les endroits à *végétation clairsemée* des mêmes parcelles, les semis effectués en l'absence de concurrence directe ont *parfois* été suivis de germinations (sauf en A où aucune réussite n'a été constatée) :

— en C : *Spergula arvensis* a donné de nombreuses germinations, puis a disparu rapidement, comme sur C 53 ; aucune autre espèce n'a été visible ;

— en H : *Spergularia campestris* est apparue, sous forme de germinations vite disparues ; aucune autre espèce n'a été visible ;

— en S : *Spergula arvensis* a germé abondamment mais a disparu sans fleurir, contrairement à ce qui s'est passé sur S 53. Une rosette fugace de *Statice plantaginea* a été vue en mai 1953, mais était déjà disparue en juillet. Enfin, deux très petites rosettes d'*Artemisia campestris* et *Silene Otites*, apparues seulement au printemps 1954, ce sont ensuite maintenues (non encore fleuries au printemps 1955) : ces deux plantes vivaient en des points dépourvus de toute végétation phanérogamique, sur du sable fixé par des débris muscinaux. Partout ailleurs, la disparition des espèces semées a coïncidé avec la reconstitution du peuplement végétal à peu près continu.

Les espèces semées se sont donc implantées quand les conditions suivantes ont été remplies :

1. Un sol convenable (exemple : élimination de *Spergula arvensis* sur le calcaire).

2. Une quantité de semences suffisante (1) : plus de 100 graines de *Spergularia campestris* semées en « S 53 » ont donné deux plantes, 10 à 15 graines de *Veronica prostrata* sur J 53, un seul pied fleuri ; pourtant ces plantes étaient là dans de bonnes conditions édaphiques, et sans concurrence. Il en est de même pour *Statice plantaginea* sur J 53, totalement disparu (cf. *supra*), et très probablement pour beaucoup d'autres plantes semées ; l'observation du terrain « SNCF-C » montre en effet que *Pulsatilla vulgaris* et *Veronica spicata*, entre autres, germent parfaitement sur une surface nue identique à « C 53 » et s'y développent totalement.

1. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'une partie des graines de beaucoup de plantes est à l'état de « graines dures » ; mais, parmi celles qui ont germé abondamment dans au moins un terrain, donc qui n'étaient pas en grande partie dormantes, le pourcentage de réussites par rapport aux germinations a été tout de même faible.

3. Une *concurrence vitale* réduite, ce facteur étant en rapport avec le précédent. Le seul terrain déjà peuplé où les semis ont donné un résultat positif est le terrain « S », c'est-à-dire celui où subsistaient de larges espaces libres. Chaque fois que la concurrence vitale joue, elle s'exerce en faveur de plantes déjà installées ; si l'arrivée de plusieurs espèces se fait simultanément, ce sont les plus fertiles dans le voisinage qui l'emportent, et souvent les plus ubiquistes puisqu'elles peuvent vivre sur la plupart des sols. Pour qu'une plante nouvelle enfin s'installe dans un peuplement dense préexistant, il faut, comme dit Massart (1910, p. 83) qu'elle soit beaucoup « mieux outillée », c'est-à-dire que ses graines possèdent des réserves importantes et que son appareil végétatif (aérien et souterrain) soit beaucoup plus dynamique que celui des espèces en place. Les découvertes de L. Guyot, montrant que la concurrence peut être biochimique, ne fait que renforcer l'idée que ce facteur est essentiel, comme l'avait déjà montré Massart, 1910 (p. 82-83). Il se peut aussi qu'une couverture végétale dense forme un écran suffisant pour provoquer la dormance induite, selon un mécanisme étudié par Chouard, 1952, des plantes dont la germination est favorisée par la lumière (phénomène intéressant 70 % des espèces).

Nous avons vu qu'en l'absence de concurrence, des espèces considérées habituellement comme très spécialisées, telles que : *Alyssum calycinum*, *Artemisia campestris*, *Silene Otites*, *Statice plantaginea*... peuvent vivre sur des sols très divers. D'ordinaire, ces espèces sont localisées aux sables calcaires. Mais, si nous avons laissé se développer sur les trois terrains « 53 » des *Papaver*, par exemple, il est probable que ces quatre plantes auraient été éliminées, sauf sur S 53, où le Coquelicot croît médiocrement. Un peuplement dense de *Rumex Acetosella*, seul possible sur S, permettrait au contraire leur maintien sur C 53 et J 53. Selon les cas, elles sembleraient donc calcifuges ou calcicoles.

On peut tenter de schématiser l'importance relative des facteurs « sol » et « compétition » de la façon suivante (fig. 56). Dans ce schéma, nous avons supposé que les espèces « spécialisées » et « banales » s'étaient implantées ensemble : les semis sur peuplements constitués ont montré que même sur S et C, les espèces banales peuvent l'emporter si elles ont préalablement occupé le terrain.

L'absence de caractéristique sur les parcelles étudiées depuis 1950 ne tient donc pas à la nature de leur sol. Les semis ont montré que ces plantes auraient pu vivre sur les divers substrats qui leur étaient offerts ; si elles ont manqué, c'est que :

- elles ne sont *pas venues* ;
- ou elles sont venues sous forme de *semences efficaces insuffisamment nombreuses* ;
- ou elles sont venues *trop tard* (1).

L'écologie *apparente* d'une espèce, c'est-à-dire l'ensemble des conditions offertes par les milieux naturels où cette plante se trouve localisée dans une région donnée, est donc la résultante de ses exigences propres, de la *pression biologique* exercée par les êtres vivants qui utilisent le même milieu, enfin des circonstances de son implantation.

Il en résulte que l'installation d'un groupement végétal caractéristique sur un terrain qui, d'après les observations du phytosociologue, *devrait*

1. Voir une remarque de A. CAILLEUX, 1954, exprimée sous forme dubitative, mais qui apparaît conforme à nos observations.

porter ce groupement, se fait d'autant mieux que les conditions suivantes sont réalisées :

1^o *Forte densité d'ensemencement*, elle-même fonction de la *nature* des espèces caractéristiques, de leur *éloignement* et du *nombre de leurs porte-semences* (1).

2^o *Concurrence* de la végétation en place (supposée formée d'espèces non caractéristiques), *faible ou nulle*.

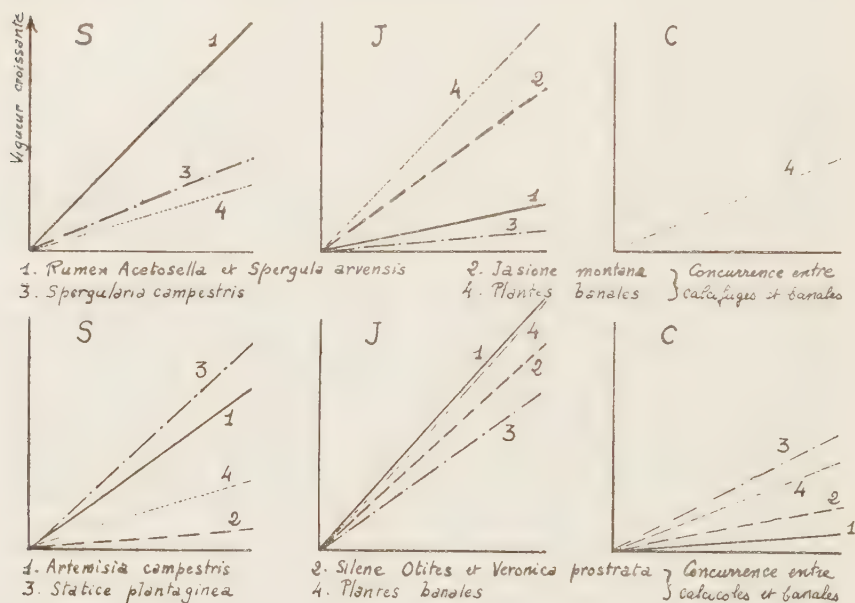


FIG. 56. — Schéma traduisant le développement inégal des espèces « spéciales » et « banales » selon la nature du sol. Plus la pente de la droite représentant une espèce est forte, plus cette espèce a un développement rapide sur la parcelle considérée, donc plus elle a de chances de l'emporter dans la concurrence vis-à-vis des plantes à expansion plus lente.

En haut, compétition entre « calcifuges » et « banales », en bas, entre « calcicoles » et « banales », sur les parcelles S (sables de Fontainebleau), C (calcaire de Brie) et J (sol de jardin).

Les essais d'introduction confirment donc les remarques, plusieurs fois faites, concernant d'une part l'influence de l'environnement, d'autre part l'importance du premier peuplement (2).

1. Notons que nous sommes ainsi conduit, sans aucune préoccupation théorique, à rejoindre les idées de MATHON, 1952 et d'autres auteurs qu'il cite, concernant l'« effet de groupe », dont nous avons donné une explication simple, sinon complète. Voir aussi p. 213.

2. P. CHOFARD, 1937, met en concurrence, en plaine, des plantes de montagne avec la végétation pluviale spontanée. Il observe que les premières résistent souvent, mais « il est très important de noter que celles des plantes de montagne qui se montrent capables de résister à l'envahissement des herbes de la plaine n'ont un tel pouvoir qu'à l'état adulte... A l'état de graines, puis de plantules, elles seraient incapables de conquérir leur place au milieu des associations fermées de la plaine... ». On retrouve cette idée

VII. — CONCLUSIONS

A. — Les faits observés.

Au cours de cette étude, les faits suivants ont été mis en évidence :

1. *L'identité des conditions écologiques* de stations situées à faible distance les unes des autres *n'entraîne aucunement l'identité de leur peuplement végétal* : nous l'avons vu pour les parcelles « calcaires » (p. 204 et suiv.), mais c'est vrai également pour J1 et J2, qui n'ont pas en commun un nombre d'espèces particulièrement élevé (cf. tabl. 40, p. 219 et tabl. 41, p. 222).

Ce fait a été souvent remarqué (par exemple par Aubert, 1944, Doignon, 1950...) mais toujours dans des cas où l'identité des conditions écologiques ne pouvait être que pressentie et non démontrée. Il semble que, pour les parcelles « C » en particulier, l'identité du substrat, au moins, ne puisse être contestée. Nous avons vu d'autre part (p. 209-210) que les très faibles différences microclimatiques et l'étendue inégale des parcelles étudiées, ne pouvaient avoir d'influence sensible sur l'implantation des végétaux.

2. Les différences constatées entre les peuplements de deux parcelles identiques tiennent au fait que le nombre d'espèces qui *peut* s'installer sur une surface donnée est considérablement plus grand que le nombre de celles qui s'y fixent effectivement. Les essais de semis en particulier (p. 266 et suiv.) en ont fourni la preuve. Mais on est en droit de se demander :

— pourquoi certaines espèces s'implantent plus facilement que d'autres ;

— si les différences initialement constatées ne vont pas s'atténuer progressivement au cours de l'évolution de la végétation sur ces parcelles identiques.

Cette seconde question pose en réalité les mêmes problèmes que la première. En effet, si nous reprenons l'exemple des parcelles « C », nous constatons que l'une d'elles (SNCF-C) est riche en espèces considérées d'ordinaire comme des calcicoles xérophiles, alors que C et LC en sont dépourvues. Le comportement de ces « caractéristiques » (*Geranium sanguineum*, *Pulsatille*...) sur SNCF-C montre qu'elles n'ont aucune tendance à y disparaître. Les différences entre ces peuplements ne pourraient donc s'atténuer que par l'arrivée de ces plantes sur C et LC ; peuvent-elles y apparaître ?

Les conditions d'implantation d'une espèce tiennent au sol qui doit

de l'importance pour une plante d'occuper la place *la première*, et en nombre *suffisant* pour pouvoir l'emporter dans la compétition interspécifique.

BARRY, 1952, donne de nombreux exemples de faits en rapport avec la « théorie de l'environnement » (p. 24). EGLER, 1954, montre que la composition de la flore d'une friche dépend essentiellement des espèces qui existaient au moment où le champ a été abandonné.

LAZENBY, 1955, place en compétition *Juncus effusus* avec des plantes de prairies. Dans des conditions édaphiques donnés, 700 plants de ce Junc apparaissent, quand on le sème seul. Il n'en apparaît que 400 en compétition avec *Trifolium repens*, 100 avec le même Trèfle et l'ivraie, 30 avec le Trèfle et *Agrostis tenuis*. Encore ces plantes sont-elles semées *ensemble*.

être favorable (1) : conditions *autoécologiques* ; à la *concurrence vitale* des autres espèces ; enfin, aux possibilités de *dissémination* de la plante considérée.

3. *Autoécologie* (édaphisme) *des espèces observées.*

Il a été possible de montrer, soit par les essais d'introduction, soit par l'observation directe des surfaces étudiées, que certaines plantes, qui, incontestablement, avaient envoyé des semences en quantités importantes sur une parcelle, n'y sont pas apparues. De nombreux exemples en ont été cités et discutés (v. par ex. p. 223, 224, 233, 242).

Il existe donc bien, pour un assez grand nombre d'espèces, des limites écologiques au-delà desquelles les plantes en question ne peuvent pas vivre. Il n'y a là rien de nouveau, à condition de remarquer cependant que ces plantes très spécialisées sont beaucoup moins nombreuses qu'on ne pensait. Sans revenir sur les cas de *Pteridium aquilinum*, Ducet, Guérillot, Guyot, 1944, etc..., ou de *Teucrium Scorodonia* (Jovet, 1934, etc...), rappelons que nous avons observé sur calcaire les espèces suivantes :

Agrostis interrupta
Aira caryophyllus
A. præcox

Danthonia decumbens
Festuca capillata
Sarothamnus scoparius

et, à des pH supérieurs à 7,5 : *Rumex Acetosella* et *Vicia lathyroides*, entre autres. Il a été prouvé de même que des espèces considérées comme calcicoles peuvent germer et se développer sur un sol entièrement alcalique : *Alyssum calycinum*, *Geranium sanguineum*, *Pulsatilla vulgaris*, *Silene Otites*...

Cependant, il serait inexact de qualifier d'« indifférentes vis-à-vis du calcaire », par exemple, toutes les espèces rencontrées à la fois sur des sols dépourvus de calcaire et sur des terrains plus ou moins calcarifères. Le fait qu'une plante puisse vivre dans certaines conditions ne signifie nullement qu'elle ne pourrait mieux vivre dans des conditions différentes. J'ai essayé de préciser l'influence du sol par deux procédés :

a) La comparaison de l'abondance ou des dimensions de la même espèce, implantée sur deux terrains différant par leur sol. Ainsi, j'ai pu constater que des espèces considérées comme indifférentes se sont plus vite multipliées sur le substrat calcaire : *Euphorbia Cyparissias*, *Hieracium Pilosella*, *Poa compressa*, entre autres (fig. 38, voir aussi les fig. 42 à 45, etc...).

b) L'emploi d'une méthode statistique, dont le principe a été donné p. 22 à 36, et dont les principaux résultats concernant l'autoécologie sont rassemblés p. 244 et dans les tableaux 28, p. 176, 30, p. 181, 31, p. 184 et 33, p. 189. Ce procédé, comme le précédent, a permis de montrer que beaucoup d'espèces, d'apparence polyécique, ont en réalité une sensibilité nette vis-à-vis de certaines propriétés du sol, en particulier pH et calcimétrie. Il a permis de prouver aussi l'indifférence de certaines plantes vis-à-vis de ces mêmes facteurs (*Brachypodium pinnatum* pour la calcimétrie, mais non le pH, *Ranunculus bulbosus* pour calcimétrie et pH...), sans avoir à tenir compte des valeurs extrêmes entre lesquelles se trouvent tous les points de la parcelle F.

Il importe en effet de souligner que l'analyse — aussi complète soit-elle — du milieu où vit une plante ne nous renseigne que sur ses *tolérances* vis-à-vis de ce milieu ; si nous multiplions les mesures, nous obtenons,

1. Nous avons vu que nous ne pouvions préciser, *ici*, l'influence du microclimat, puisqu'il est semblable sur tous nos terrains (compte tenu des observations des pages 216 et suiv.).

vis-à-vis des facteurs étudiés des valeurs limites, considérées d'ordinaire comme traduisant les *exigences écologiques* de l'espèce en cause (1) ; une plante ayant été trouvée un nombre de fois plus ou moins grand entre pH 7,0 et pH 7,5, on dit souvent alors qu'elle *exige* un sol à pH compris entre 7,0 et 7,5. Mais logiquement, on doit se demander si d'autres analyses n'auraient pas fait reculer ces limites : d'ailleurs, c'est ce qui se produit presque toujours (2). L'étude statistique ne permet évidemment pas davantage, en général, de fixer les valeurs absolues de ces limites, mais elle indique plus nettement les valeurs optima et celles où la plante devient rare.

Cette méthode aurait pu être appliquée à d'autres propriétés du sol de la parcelle F : teneur en azote, en matière organique, en magnésie, en phosphates..., qui n'ont pas été déterminées dans le cadre de cette étude. Quand on constate que des influences aussi voisines que celles du pH et de la calcimétrie ont pu être dissociées, on voit que l'étude statistique doit permettre de réaliser une analyse aussi fine que l'on veut de l'action des divers facteurs du milieu.

4. Influence des phénomènes de compétition.

Les essais de semis ont montré que la compétition peut modifier les limites de tolérances d'une plante vis-à-vis des facteurs édaphiques. Par exemple, sur S 53 (absence de calcaire, pH 5,2...), *Rumex Acetosella* germe bien et s'étend. Sur la parcelle H, également acalcique et de pH 5,2, il résiste bien à la concurrence et même à un ombrage léger. Sur J 53, avec 2 % de calcaire et un pH de 7,5, la Petite-Oseille croît également quand elle n'est pas concurrencée, mais régresse et tend à disparaître dans un peuplement herbacé dense. Nous avons vu p. 274 (fig. 56) d'autres exemples de ces variations de l'amplitude édaphique sous l'influence du peuplement.

C'est certainement à ce fait qu'il faut attribuer les légères variations que l'on peut constater en comparant les tableaux 28, 30, 31, 33. La répartition de *Vicia lathyroides* (tabl. 44, p. 245) en est un exemple.

Les plantes résistent de façon inégale à la concurrence des autres espèces : ce sont évidemment les espèces vivaces, de haute taille ou en colonies denses qui l'emportent, mais aussi les espèces toxigènes (Guyot et collab.) et celles qui résistent aux excréments toxiques des précédentes. Nous avons montré comment la méthode statistique peut permettre de distinguer ces divers modes d'interaction (p. 32-33, v. aussi p. 246).

5. Possibilités de dissémination des plantes.

A plusieurs reprises, nous avons constaté que, malgré les moyens de dissémination qu'elles possèdent, la plupart des espèces arrivent difficilement à franchir des distances relativement faibles. Nous avons eu la preuve que de nombreuses plantes n'ont pu s'introduire sur des parcelles écologiquement favorables, alors que leurs porte-graines, pourtant abondants, vivaient à des distances de l'ordre de 50 à 100 m (voir en particulier p.

1. Supposée naturellement, déterminée très exactement.

2. La méthode employée par OLSEN, 1923-25, est plus satisfaisante : il compare les fréquences des plantes dans des conditions aussi diverses que possible. GOEDERWAGGEN, 1941, met en parallèle les écarts de pH où la plante existe (fréquence quelconque, 0 à 100 %) et ceux pour lesquels la même plante est constante (fréquence 50 à 100 %). SCHMITZ, 1946, répartit toutes ses mesures édaphiques selon des classes de pH croissant, représentant des écarts égaux : 4,0-4,4 ; 4,5-4,9 ; 5,0-5,4... et représente graphiquement l'abondance de chaque espèce selon chaque classe de pH. Cette dernière méthode est celle qui se rapproche le plus du procédé statistique utilisé dans ce travail.

211, 213, 223, 233, 263, 268...). Rappelons aussi que *Geranium sanguineum* se trouvait à 25 m de LC, où il n'est pas venu. A la suite de l'étude de chaque peuplement, j'ai indiqué l'origine des espèces observées. Rassemblons ici les valeurs obtenues concernant la proportion de plantes dont les semences ont parcouru moins de 20 m :

- 100 % pour les peuplements J2 et F,
- 98 % pour S,
- 97 % pour H,
- 96 % pour A, J1 et SNCF-D,
- 92 % pour SNCF-C,
- 88 % pour C,
- 59 % pour LA et 33,5 % pour LC, entourés d'une flore très pauvre et en majorité calcifuge (ce qui explique la proportion particulièrement faible de plantes du voisinage observée sur LC).

En réalité, ce n'est pas la *possibilité* de dissémination qui est en jeu, mais son *efficacité*. En admettant même que le sol soit favorable, nous avons vu en effet (p. 272, v. aussi p. 213) que de nombreuses graines ne germent pas, surtout si les jeunes plantes subissent la concurrence des espèces déjà installées. Cela nous a conduit, au cours de cette étude, à insister sur l'importance de l'*environnement*, mais aussi sur celle du *premier peuplement* : la concurrence est d'autant plus réduite que le peuplement est plus jeune.

6. L'influence de l'environnement et du premier peuplement est encore soulignée par les caractères généraux, d'ordre statistique, mis en évidence par la *comparaison quantitative des peuplements* (p. 247) ; parmi les faits énoncés p. 259, rappelons les suivants :

a) les parcelles de même environnement ont presque toujours un nombre total d'espèces très voisin (tabl. 46, p. 247) ;

b) le nombre d'espèces observé chaque année ne cesse de diminuer, après un maximum coïncidant avec la fermeture du tapis herbacé (d'autres travaux le confirment) (p. 248 et suiv.) ;

c) le nombre d'espèces nouvelles diminue très rapidement ;

d) Le spectre biologique des peuplements initiaux, aussi bien que celui des peuplements totaux, est très peu différent pour des parcelles de nature diverses situées au même endroit (donc de même environnement) (p. 252 et suiv.).

Au cours des cinq premières années, l'évolution de nos parcelles, mêmes les plus pauvres en « caractéristiques », comme celles du Laboratoire, s'est faite le plus souvent dans le sens d'une originalité croissante de chaque terrain par rapport aux autres. L'étude quantitative a montré que le nombre total d'espèces tend à diminuer et les nouvelles venues sont de plus en plus rares : il y a donc prédominance des phénomènes de *compétition* ou, si l'on préfère, de *sélection*. La confrontation des comparaisons qualitatives montre que cette sélection s'effectue selon plusieurs modalités :

a) Certaines espèces sont éliminées sur tous les terrains, dont elles caractérisent ainsi l'âge, indépendamment de l'écologie. C'est le cas, nous l'avons vu, pour *Erigeron canadensis*, espèce de « seconde année » (p. 224). La plupart de ces plantes sont annuelles, mais l'exemple de *Poa trivialis* (p. 225) montre que des vivaces peuvent également régresser après une période d'expansion (espèces « transitoires »).

b) D'autres espèces transitoires présentent une vitalité très inégale selon les parcelles : il y a donc à la fois influence de l'âge du peuplement

et des conditions écologiques (ex. : *Senecio vulgaris*, fig. 44, p. 227). Mais, comme il s'agit d'annuelles, la première influence est prépondérante.

c) Des espèces, présentes dans les peuplements définitifs et abondantes dans certains d'entre eux, se trouvaient au début sur plusieurs parcelles où elles se sont développées inégalement. Ces plantes, surtout vivaces, peuvent se multiplier et s'étendre de façon différent (ex. : fig. 48, p. 236), ou bien présenter une croissance inégale selon les parcelles (ex. : fig. 42, p. 221). On conçoit que ces espèces, devenant dominantes dans certains peuplements, puissent aboutir à leur donner des caractères floristiques et physiologiques particuliers.

En résumé, compte tenu de ces divers facteurs, les plantes capables de se fixer sur nos parcelles ont été les suivantes :

1^o Les espèces *polyéciques*, qui s'accommodent des conditions les plus diverses. Parmi elles, ce sont les *plus banales et les plus abondantes*, disséminant d'innombrables graines, qui constituent l'essentiel des peuplements (cf. en particulier, fig. 36, p. 199).

2^o Les espèces *plus spécialisées*, dont l'écologie est conforme à celle du sol. Le fait même qu'elles soient plus exigeantes les place en position d'infériorité par rapport aux précédentes. Pour vaincre la concurrence de celles-ci, il faut donc qu'elles arrivent *suffisamment tôt et en nombre suffisamment grand* (cf. p. 269). Les mieux placées dans cette compétition sont évidemment les plantes de *l'environnement immédiat*.

L'évolution des peuplements étudiés s'est donc effectuée par sélection différentielle à partir d'un stock floristique initial imposé par l'environnement.

7. *Évolution ultérieure*. Ici, naturellement, nos observations ne suffisent plus ; mais d'autres faits, la comparaison avec d'autres travaux, peuvent rendre légitimes les hypothèses que l'on peut faire concernant l'avenir de ces peuplements.

a) Les parcelles dépourvues de caractéristiques vont-elles en acquérir ? Verra-t-on, pour ne citer que des plantes communes, *Festuca duriuscula* et la *Pulsatille* sur C, *Anthoxanthum-Cynosurus cristatus* (ou un *Corynephorum*) sur S, *Carex glauca* et *Chlora perfoliata* sur A... ?

Les observations faites sur la dissémination des espèces rendent cette éventualité très peu probable. Nous avons vu que l'existence d'une strate herbacée dense rend très difficile, sinon impossible, l'apparition d'une plante nouvelle, même sur un terrain qui lui serait édaphiquement favorable. Cela permet de comprendre pourquoi les pelouses « primitives » des falaises calcaires dans le Vexin français (Allorge, 1922) ou des savarts de Champagne (Laurent, 1921) ne s'enrichissent jamais en espèces caractéristiques. Remarquons en passant que l'exemple de SNCF-C montre néanmoins qu'un peuplement non primitif peut renfermer des plantes considérées comme particulières aux pelouses « primitives ». Les observations de P. Chouard, 1926-27, dans le Tonnerrois sont ainsi confirmées, et nous constatons qu'elles ne sont nullement incompatibles avec celles d'Allorge et Laurent.

Les nouvelles venues pourraient à la rigueur s'introduire à la faveur d'une rupture du tapis herbacé. Mais, dans presque tous les cas, la surface ainsi libérée est immédiatement occupée, soit par extension des plantes voisines, soit par réapparition d'espèces de stades antérieurs, restées sous forme de semences dormantes et qui réalisent un stade régressif temporaire.

L'évolution de la strate herbacée sur nos parcelles semble donc devoir se faire par de lentes fluctuations de l'espace occupé par certaines espèces, chaque régression ou disparition étant immédiatement mise à profit par les plantes voisines. Ces fluctuations peuvent résulter d'une évolution plus ou moins cyclique du sol sous l'influence de la végétation elle-même, semblable à celle décrite par Guyot, 1951 ; elles peuvent être la conséquence de modifications légères du climat général (cf. Le Danois, 1955).

b) Apparition des arbres. Une question vient naturellement : l'évolution ne doit-elle pas aboutir à la forêt ? Comment concilier ces deux notions, d'apparence contradictoire : d'une part, la difficulté pour une plante étrangère de s'introduire dans un groupement herbacé dense, même si cette plante est un arbre, et le fait généralement admis du boisement inéluctable de tout groupement herbacé abandonné à lui-même ? Nous ne pouvons ici que faire quelques remarques, limitées aux peuplements sur sols secs (xérosères) et qui ne peuvent actuellement prétendre tout expliquer :

1) Les seuls arbres qui se soient maintenus sur nos parcelles sont les premiers arrivés (cf. fig. 37, p. 206), c'est-à-dire ceux qui ont occupé un espace nu.

2) Dans les pelouses calcaires du Bassin Parisien, on observe souvent des germinations d'arbres au sein d'un peuplement herbacé continu (en particulier quand la forêt est proche) : il est exceptionnel que ces jeunes arbres arrivent à dépasser le tapis herbacé. C'est ainsi que les gradins à *Sesleria caerulea*, formant des couloirs entre les rochers crayeux des falaises de la Seine au NW de Paris, n'ont pratiquement pas évolué depuis Allorge, 1922.

3) Au contraire, dans ces mêmes groupements, des arbres s'installent et grandissent à la faveur d'une ouverture, naturelle ou provoquée, dans le tapis herbacé. Dans le Vexin, les éperons crayeux dominant la Seine, les sommets des murailles de Château-Gaillard, sont couronnés d'*Amelanchier rotundifolia*, de *Prunus Mahaleb* et de Rosiers, les tas de pierres (murgers) se peuplent *directement* de *Prunus spinosa* (Allorge, 1922) (1).

En dehors de ce cas, une cause importante de rupture dans le tapis herbacé des pelouses xérophiles est justement la diminution de l'intensité lumineuse. C'est ainsi que les pelouses situées en lisière de forêt sont progressivement colonisées par les arbres, à partir de leur périphérie. Cependant, C. Jacquiot, 1956, constate que l'épais tapis de Graminées du pré-bois de Chêne pubescent est un *obstacle pratiquement absolu* à la réussite des semis de Chêne pubescent ou de Pin sylvestre. Il faut que le gland de la première essence trouve « *une petite surface de sol nu* » pour se développer. La dénudation locale du sol est elle-même provoquée par les buissons dispersés de Prunelliers et de Troènes qui, de plus, protègent les jeunes arbres.

Il semble donc plus conforme à l'observation d'exprimer l'évolution d'un peuplement vers la forêt de la façon suivante :

1. Cf. aussi la photo publiée par P. CHOUARD, 1938, qui montre l'implantation exclusive du Pin à crochet sur les arêtes rocheuses, et non dans les tapis denses de *Festuca sp. pl.* au voisinage.

ou la Champagne pour constater combien les groupements végétaux qui y vivent sont restés originaux et riches, malgré l'absence de toute mesure de protection (1).

Comment résoudre cette contradiction ?

Remarquons tout d'abord que nos terrains ne se sont pas tous peuplés d'une végétation banale. Sur SNCF-C sont apparues de bonnes caractéristiques de la pelouse xérophile calcicole, sur L.A. une végétation typique de lande sèche à *Erica cinerea* et *Calluna*. Mais cette observation ne fait que déplacer le problème, car, nous l'avons vu, ces plantes forment déjà, à proximité, des groupements identiques. De même, la lande à *Ulex nanus* du Vexin français se reconstitue après destruction « d'autant plus vite et de façon d'autant plus complète qu'il existe des landes anciennes au voisinage de l'aire dénudée » (Allorge, 1922, p. 266). En Campine (Van den Berghen, 1952) et dans le Laonnois, les endroits nus où on a prélevé la terre de bruyère (étrépage) se couvrent rapidement d'une végétation à haute valeur caractéristique (M. B., 1955 b) : *Lycopodium inundatum*, *Juncus squarrosus*, *Drosera rotundifolia*, parfois *Drosera intermedia* et *Salix repens* (2); mais toutes ces plantes n'apparaissent que dans la mesure où elles sont abondantes à proximité. Il en est peut-être de même pour la reconstitution, dans le Tonnerrois, des pelouses calcaires à végétation primitive (Chouard, 1927).

Le problème reste donc entier : comment de tels groupements si particuliers, si pauvres en espèces banales, sont-ils apparus ? Comment ont-ils pu résister, en dépit de la concurrence animale et végétale ?

Pour certains auteurs, la répartition des plantes dépend uniquement des conditions écologiques *actuelles*. C'est ainsi que A. Guillaume, 1950-1955 affirme que « toutes les aires (d'espèces végétales) devraient pouvoir s'expliquer par les influences actuelles, notamment par les microclimats ». Il écrit : « On peut poser en principe que c'est toujours une influence climatique qui détermine la limite de végétation d'une espèce... ; la constitution du sol peut intervenir » (dans la détermination de l'aire) « à titre tout à fait secondaire ».

Cette manière de voir a déjà suscité d'amples discussions (3). Il est évident que, si elle est exacte, le problème tel que je l'ai posé n'existe pas. Si certaines stations sont riches en plantes particulières, c'est que leurs caractères écologiques (microclimatiques en particulier selon A. Guillaume), sont tellement spéciaux, dans les conditions *actuelles*, que les plantes en question ne peuvent vivre que là. Toute autre station, même assez éloignée, possédant les mêmes conditions doit posséder la même flore.

Mais que faut-il entendre par conditions *spéciales* ? Il est prouvé que la plupart des plantes n'ont pas des limites écologiques rigoureusement

1. Cela ne signifie nullement que ces mesures de protection soient inutiles. Elles s'imposent au contraire, car trop souvent ces stations subissent de nos jours des destructions irréversibles.

Mais ces mesures, préservant les réserves biologiques de toute banalisation, n'ont pas pour autant contribué à *enrichir* leur flore.

2. VAN DEN BERGHEN, 1952, pense à ce propos à une dissémination par les Oiseaux. Cela paraît peu probable, d'une part, parce que les surfaces étreppées n'attirent pas spécialement les Oiseaux ; d'autre part, parce que les jeunes plantes apparaissent d'emblée par nombreux individus uniformément disséminés.

3. Voir en particulier les interventions de nombreux biogéographes, à la suite de la communication de A. GUILLAUME (*op. cit.*) dans les C. R. Somm. Séances Soc. Biogéogr., 1950, p. 51-52, et P. JOVET, 1950.

fixées (1), mais présentent une certaine souplesse vis-à-vis des facteurs édaphiques et microclimatiques. Ce ne sont donc pas les caractéristiques instantanées (microclimatiques en particulier) d'une station, qui y conditionnent l'existence des plantes, mais la succession des conditions offertes à la végétation pendant une assez longue période. Si l'on s'appuie sur les causes actuelles, on peut donc envisager l'action de la *valeur moyenne* de certains facteurs ; ce sont ces valeurs moyennes qui ont été choisies et utilisées par Guillaume, 1923, par exemple. Mais Froment, 1953, fait remarquer que, beaucoup plus que les conditions moyennes, ce sont « les conditions *extrêmes* faites aux végétaux qui ont une action déterminante sur l'évolution de la flore, même si cette action est de courte durée ». Les plantes à leur limite sont évidemment beaucoup plus sensibles à ces écarts climatiques accidentels : brusques gelées, fortes sécheresses... et c'est pourquoi elles existeraient dans les stations où ces écarts sont exceptionnels.

Quelle que soit l'explication donnée à l'action du climat, l'influence exclusive des causes actuelles sur la répartition des végétaux doit avoir les conséquences suivantes :

a) toutes les stations permettant, par leurs caractères écologiques, le développement complet d'une espèce donnée doivent être peuplées par cette espèce (2) ;

b) toute fluctuation climatique de durée assez longue doit entraîner une modification correspondante de l'aire des espèces sensibles à cette variation. Par exemple, nous assistons actuellement à un réchauffement incontestable du climat (cf. Le Danois, 1955, etc...). Il doit en résulter un recul des espèces nordiques et une progression des méridionales.

Que constatons-nous ?

1^o Il est d'observation courante que de nombreuses plantes pourraient vivre en des points où elles ne se trouvent pas. Ces espèces, *même indigènes*, introduites à des distances de leur aire actuelle qui ne sembleraient pas infranchissables, se maintiennent et se multiplient (3).

2^o A l'intérieur même de son aire, une plante n'occupe pas la totalité des stations qui lui sont favorables : nous l'avons vu sur nos parcelles, où les espèces dont nous avons constaté les difficultés de dissémination sont toutes très loin à l'intérieur de leur aire.

3^o Il est bien connu que si de nombreuses espèces nordiques ont récemment disparu, l'effet de la variation climatique a été considérablement renforcé par l'action humaine (assèchement de marécages, déboisements...) ; quant aux espèces en progression nette, elles sont rares en dehors des plantes de friches (dont nous reparlerons), et alors leur expan-

1. Voir KUNNHOLTZ-LORDAT, 1952 a.

2. Tout au moins pour des points pas trop éloignés : par exemple, toutes les stations convenables du Bassin parisien.

3. LEMÉE, 1937 b constate qu'*Asperula odorata* manque en Normandie dans la forêt de Cerisy, alors qu'elle existe dans les forêts voisines de même sol ; voir aussi ARÈNES, 1952 : absence de l'Aulne et de Ptéridophytes caractéristiques dans une tourbière récente ; AUBERT, 1947 : de nombreuses espèces (Aulne...) absentes de la vallée de Joux, y ont été introduites avec succès. Leur absence était donc due, non à des conditions écologiques incompatibles avec leur existence, mais parce que les facteurs de migration n'avaient pu les y amener. De même, *Struthiopteris germanica*, médioeuropéenne, est souvent envahissante quand elle est introduite dans les jardins de la région parisienne, en particulier au Jardin alpin du Muséum (comm. orale de M. C. GUINET). J'observe depuis longtemps à Chauny (Aisne), une colonie de la méridionale *Ecballium elaterium* dont la limite actuelle passe par la latitude de Lyon. Cette plante persiste et s'étend sans aucune protection. Elle a résisté aux très grands froids de février 1956 qui gelaient toutes les parties aériennes des Rosiers voisins.

sion n'a pas de commune mesure avec le réchauffement climatique actuel.

En somme, si l'on veut expliquer par les causes actuelles la répartition des végétaux, il faut admettre des possibilités de propagation à distance incompatibles avec ce qui a été observé ici (1). La présence des plantes les moins banales, c'est-à-dire celles que l'on considère généralement comme de bonnes caractéristiques d'associations, réactifs précieux de certaines conditions écologiques, dépend donc essentiellement de « causes passées » (2).

1. — Conditions des migrations floristiques actuelles.

Cependant, comment interpréter alors les migrations à distance, l'expansion rapide de certaines aires qui s'accomplit sous nos yeux ? C'est ainsi que, depuis le xvi^e siècle, se sont répandues *Erigeron canadense*, *Enothera biennis* et, de nos jours, *Matricaria discoidea*, *Eragrostis minor*, *Lagoseris sancta*, *Berteroa incana*, les *Galinsoga*, *Sisymbrium altissimum* (pour ne citer que des plantes de sols secs).

Ces plantes se propagent de proche en proche, à la faveur de ruptures du tapis végétal, presque toujours d'origine humaine : coupes, cultures, routes, voies ferrées, terrains vagues dont les immigrées les plus récentes ne s'écartent guère (Jovet, 1932-1940) (3). Au moment de leur expansion, elles sont très abondantes et même envahissantes, alors que les flores publiées à la fin du siècle dernier notaient les dernières citées comme « très rares » ou même les ignoraient. Remarquons que ces plantes sont celles qui ont « réussi », parmi les autres, plus nombreuses, signalées par les botanistes herborisants et qui disparaissent aussitôt. Elles ont réussi certainement à cause de leur grande amplitude écologique et de leurs facultés de multiplication.

Cependant, cette explication paraît insuffisante à de nombreux auteurs. S'ils admettent bien la nécessité de l'existence d'espaces libres comme condition nécessaire à une telle expansion, le comportement habituel, dans les conditions naturelles, de ces espèces, ne pourrait suffire à expliquer leur très forte « agressivité » à l'état d'adventice (Hamel et Dansereau, 1949).

Trois facteurs possibles peuvent être invoqués pour expliquer qu'une espèce devienne brusquement envahissante :

1. La plante migre sans son cortège habituel de parasites et de prédateurs : c'est certainement vrai pour la plupart des adventices introduites par l'homme à grande distance (adventices exotiques de Gillot, 1900). Mais, d'une part, on constate que les espèces de cette catégorie sont souvent attaquées, plus ou moins rapidement, par des parasites indigènes qui s'y adaptent, d'autre part cette explication n'est pas valable pour les plantes dont l'aire en expansion n'est qu'un prolongement de l'aire primitive, spontanée.

2. Il peut se produire un changement dans la nature même du végétal envahissant : « common species vary most » (Darwin). Cette éventualité, discutée par Hamel et Dansereau, 1949, p. 13, est certainement possible

1. Tout au moins pour les stations *xérophiles* ou *mésoxérophiles* ; il n'en est peut-être pas de même pour les milieux aquatiques où les possibilités de propagation efficace semblent beaucoup plus considérables. Cette remarque est valable pour tout ce chapitre.

2. Il ne faut pas confondre ces « causes passées » avec les « causes anciennes » des géologues d'autrefois !

3. Cf. aussi l'invasion de l'Idaho du S (USA) par *Bromus tectorum*, décrite par STEWART et HULL, 1949.

dans certains cas, en particulier quand la rencontre de deux espèces, dont l'aire était primitivement séparée, produit une nouvelle combinaison génique assurant au végétal qui la possède une résistance accrue aux conditions de son milieu (1). Mais beaucoup de plantes envahissantes ne présentent pas de caractères nouveaux, au moins morphologiques (2).

3. Une cause essentielle d'agressivité est, d'après Hamel et Dansereau, 1949, « la coïncidence : présence de sol évolué avec absence de végétation adéquate due au défrichement ». Ce sol évolué étant particulièrement apte à se peupler, offre des possibilités nouvelles et étendues aux migrations d'adventices.

En somme, les auteurs cités sont d'avis que les migrations spectaculaires auxquelles nous assistons n'auraient rien de commun avec les processus de migration des espèces spontanées ; elles seraient dues essentiellement à l'intervention humaine, intervention destructrice jamais égalée par aucune des actions biotiques antérieures.

Mais les espaces libres que nous avons offerts à la végétation, les parcelles artificielles du Laboratoire en particulier, n'offraient aux adventices aucune des possibilités indiquées ci-dessus. Leur flore étant celle de l'environnement, aucune recombinaison génique ne peut être envisagée. Leur sol, bien loin d'être un sol évolué, était réduit à une roche-mère. Elles sont pourtant envahies par des adventices comme *Erigeron canadensis* et *Senecio vulgaris* (et beaucoup d'autres espèces).

Sans nier qu'un sol déjà évolué soit plus favorable (3), il semble donc que la condition essentielle de ces migrations soit la présence d'un espace nu. Beaucoup d'espèces présentent, à l'état *potentiel*, un grand pouvoir de multiplication, sur place ou à faible distance. Ce pouvoir est *contenu* dans les conditions normales, par la concurrence des autres espèces, en l'absence de « territoire libre ». Mais si un tel espace libre vient à se réaliser au voisinage, il tendra à être envahi par toutes les espèces auxquelles il offrira des conditions écologiques favorables ; les espèces les plus envahissantes seront évidemment les plantes banales, c'est-à-dire celles qui sont les plus abondantes, en particulier parce qu'elles sont favorisées par les conditions climatiques actuelles.

Il en résulte que les migrations de la plupart des espèces (4) ne se font qu'autant qu'elles peuvent disposer de surfaces libres continues. Ces migrations ne sont donc aucunement incompatibles avec les difficultés de propagation que nous avons constatées au sein d'une population herbacée dense. Les particularités de l'action humaine (sol évolué débarrassé de sa couverture végétale sur des très larges espaces), si elles favorisent incontestablement les migrations, ne sont pas une condition absolument indispensable à la propagation envahissante de certaines espèces.

Nos observations nous conduisent ainsi à émettre l'hypothèse que les migrations floristiques passées se sont faites par un mécanisme semblable :

1. Voir en particulier l'exemple classique de *Spartina townsendii* (JACQUET, 1949...). Mais cette plante a d'autre part profité de conditions exceptionnelles : vastes espaces libres et continus, transport par l'homme.

2. Il faut alors envisager des modifications physiologiques, qui restent hypothétiques en l'absence d'une étude comparée des exigences de la plante dans son aire spontanée et aux points où elle est adventice.

3. Voir en particulier le peuplement plus rapide (mais sans espèces spéciales par rapport aux parcelles artificielles) de J1, J2 et H (cf. note (1) p. 247).

4. Au moins, répétons-le, les espèces herbacées xérophiles, puisque nos observations n'ont porté que sur ce type de plantes.

aucune plante ne peut étendre son aire géographique si les conditions écologiques (climatiques en particulier) ne tendent à la rendre banale. c'est-à-dire *potentiellement* envahissante, et si elle n'a à sa disposition des espaces où la concurrence réduite ou nulle lui permet de devenir *réellement envahissante*.

2. — Conditions des migrations floristiques passées.

La condition « espace libre » est celle qui résulte le plus directement de nos observations et de nos essais d'introduction. Cherchons donc dans quelles circonstances naturelles de tels espaces sont réalisés.

Ces surfaces à faible concurrence peuvent résulter :

a) *De causes accidentelles* : incendies dus à la foudre, destructions et recouvrements locaux par des phénomènes géologiques (volcanisme, éboulements...). Ces causes ne tendent pas en général à donner naissance à des surfaces libres suffisamment vastes et continues pour que leur influence soit notable dans les migrations à grande distance.

b) *D'actions biotiques* : en dehors de l'homme, dont l'action ne semble avoir été importante que depuis le néolithique, des attaques massives d'Insectes ou de Mammifères herbivores, des maladies cryptogamiques s'attaquant à des espèces dominantes, peuvent provoquer des ruptures graves et très étendues du tapis végétal (1).

c) *D'actions géologiques d'ensemble* : (érosion des sols, torrentielle et éolienne surtout ; érosion fluviale ; alluvionnement ; éboulis, dépôts glaciaires ou éoliens ; régressions marines...).

Si ces dernières actions sont, par leur étendue, susceptibles de jouer un rôle essentiel, il est capital de noter que l'activité maximum des phénomènes d'érosion est en rapport avec certaines particularités du climat : régime périglaciaire (Fricard, 1950), climats à saison sèche estivale (Pouquet, 1951). Quelles que soient les variations climatiques subies par nos régions, *chaque fluctuation de quelque importance a donc entraîné le dégagement de nombreux espaces libres* ; ce changement climatique a pu d'ailleurs accélérer certains processus biotiques destructeurs : les plantes dont la vitalité a été réduite par le changement climatique sont beaucoup plus sensibles aux actions parasitaires (Guyot, 1930).

Nos observations, portant sur des espèces dont beaucoup ne sont pas des adventices, confirment les faits notés par Jovet, 1940, Hamel et Dansereau, 1949... sur les espèces de friches : les plantes qui se répandent sont celles qui ont sur place un fort pouvoir de multiplication, c'est-à-dire celles qui sont les plus banales et les moins exigeantes. On conçoit que les modifications climatiques dont nous avons vu le rôle capital dans l'apparition d'espaces libres, favorisent en même temps la multiplication intense de certaines plantes et réalisent ainsi toutes les conditions de leur migration.

Au cours d'un réchauffement climatique, par exemple, les espèces thermophiles ne vont pas tarder à se multiplier plus activement que les autres, dans les stations où elles existaient déjà et dans leurs environs immédiats. Mais ce n'est qu'à partir du moment où elles sont suffisamment abondantes dans leurs anciennes limites qu'elles deviennent capables de conquérir de proche en proche de nouveaux espaces. Il en résulte

1. Un peuplement dense de Hêtre, de résineux, faisant disparaître le tapis herbacé, peut créer aussi un espace libre où de nouvelles plantes herbacées tolérant les conditions nouvelles pourront s'introduire.

qu'elles seront toujours *en deçà des possibilités que leur offrent les nouvelles conditions climatiques*. Nous comprenons alors pourquoi les méridionales peuvent actuellement être introduites avec succès au-delà de leur aire actuelle (1) : c'est que nous sommes justement dans une telle période de réchauffement climatique (Le Danois, 1955, etc...) (2).

Nous avons supposé dans ce qui précède que les nouvelles venues progressent sur des sols qui leur sont édaphiquement favorables. Dans les régions à sol varié, comme le Bassin tertiaire parisien, les plantes risquent peu d'être arrêtées par un substrat incompatible avec leur écologie (3), d'autant que ce substrat lui-même est généralement modifié sous l'influence du climat (4).

Il en résulte que toute modification climatique provoque, avec un certain retard (5), la progression d'une « nappe » d'espèces migratrices (Jovet, 1949). Cette nappe possède les caractères suivants :

— elle est formée de *plantes banales*, c'est-à-dire très largement en équilibre avec le climat régnant au moment de la migration, et ainsi capable de supporter sans disparaître des fluctuations climatiques temporairement défavorables ;

— elle s'étend de proche en proche, *de façon continue* ; nous avons vu que la dispersion à distance importante de semences isolées paraît à peu près inefficace. Cette nappe peut donc comporter à la fois des espèces à moyens de dissémination très différents (6) ; ainsi le Chêne pubescent (barochore selon Moulinier et Muller, 1938) a pu accompagner tout un cortège d'espèces à dissémination beaucoup plus facile (7).

3. — *Les obstacles aux migrations.*

Jusqu'où cette nappe peut-elle s'étendre, dans les limites de la fluctuation climatique ? Les obstacles peuvent être, malgré la remarque faite plus haut, d'ordre édaphique. C'est ainsi que les calcicoles xérophiles, sub-sarmatiques ou méridionales, venues de l'E se sont heurtées au Massif Armoricain où elles ont peu pénétré (Touton, 1944-47), le contournant par les côtes (Davy de Virville, 1937) ; de même, beaucoup de psammophiles calcifuges n'ont pas dépassé vers le NE la falaise tertiaire de l'Île-de-France (Riomet, 1952, etc...), arrêtées par l'auréole crétacée ; une large vallée peut être un obstacle pour des xérophiles : *Limodorum*

1. Voir note (1), p. 283, l'exemple d'*Ecballium Elaterium*.

2. Voir aussi M. B., 1949 b.

3. La concurrence étant faible, les exigences écologiques, édaphiques en particulier, des espèces en progression sont certainement moins strictes. Assez souvent une plante localement très abondante peut s'installer au voisinage dans des conditions édaphiques inhabituelles. C'est ainsi que DE LITARDIÈRE, 1928, signale *Ulex europæus* sur des pentes crayeuses (éboulis de carrières) venu de *peuplements importants* qui s'étendent sur les sables tertiaires *couronnant les pentes*.

4. C'est ainsi qu'un climat humide et tempéré, accentuant le lessivage des sols, donc leur décalcification, favorise ainsi la progression des espèces « atlantiques », en majorité calcifuges. Il est néanmoins incontestable que des obstacles édaphiques peuvent subsister, arrêtant localement des migrations. Nous en verrons des exemples plus loin.

5. Cf. l'exemple typique cité par P. CHOUARD, 1949, qui démontre que la colonisation des éboulis libérés au retrait des glaciers würmiens, n'est pas encore terminée.

6. Tout au plus quelques planeurs légers peuvent former une avant-garde, telle actuellement *Lagoseris sancta*. Cette plante, potentiellement capable de progresser vers le N depuis un certain temps, a bénéficié des facilités de propagation que lui offrait l'homme. Elle a tendance à rattraper son retard, d'où une avance considérable sans rapport apparent avec le réchauffement climatique observé pendant le même temps.

7. Par exemple des Orchidées comme *Limodorum*. Cela n'implique nullement que le « cortège » du Chêne pubescent soit formé d'une seule nappe !

abortivum ne dépasse pas vers le NW la vallée de l'Épte (Allorge, 1922, Guillaume, 1923), *Aster Amellus*, la vallée de l'Ardon près de Laon (P. Jouanne, 1925-29 ; M. B., 1955 a-b...) (1).

Une région où la végétation est restée continue malgré le changement climatique peut également constituer un obstacle comme l'a montré Aubert, 1942, pour de nombreuses plantes (Coudrier...) arrêtées par un écran forestier compact ; réciproquement, une forêt isolée peut n'avoir pas reçu certaines espèces forestières strictes (cas d'*Asperula odorata* qui manque en forêt de Cerisy selon Lemée, 1937 b).

Quels que soient ces obstacles, il semble qu'ils puissent être parfois contournés, mais non franchis : les disjonctions résultent de la fragmentation ultérieure de la nappe primitive, à la suite de nouvelles modifications climatiques (2).

Que se passe-t-il alors ? Les plantes dont nous venons de schématiser la progression étant loin de leur limite climatique absolue il est probable qu'un changement de climat défavorable n'exercera une influence sur elles que tardivement et de façon très inégale. S'il s'agit de plantes méridionales, certains peuvent d'abord disparaître dans des stations ayant subi de fortes gelées ; elles subsisteront en des points plus abrités, formant ainsi des « stations-refuges ».

Nos essais ne nous fournissent aucune indication sur les conditions de survie des plantes, sous un climat défavorable. Mais je suis tenté de penser que le fait, pour une espèce, d'occuper solidement le terrain lui donne un très grand avantage par rapport aux nouvelles venues. Elle peut ainsi résister à des conditions très éloignées de son optimum. C'est pourquoi de nombreuses « relictuelles », parfois stériles, se maintiennent efficacement dans leurs stations quand elles forment des peuplements serrés résistant à la concurrence. C'est le cas par exemple de *Carex arenaria* dans le Valois (Jovet, 1949) ou le Laonnois (M. B., 1952). Toute destruction étendue de ce type de groupement est irréversible, la place libre étant occupée par des espèces plus banales (3). Ainsi s'explique et se justifie la notion, employée depuis longtemps par les phytosociologues, de végétation ou d'association « primitive » : c'est un groupement non climacique qui pourtant a cessé d'évoluer. Les espèces qui le constituent, bien que relictuelles, sont capables d'empêcher l'arrivée des plantes banales, c'est-à-dire en équilibre avec le climat actuel. C'est une végétation « subfossile ».

Il n'y a là sans doute rien de très nouveau. Cependant, nous sommes ainsi conduit à donner une signification plus précise à la présence d'espèces « caractéristiques » ou « rares » au sein d'une association (au moins dans le cas d'un groupement xérophile à tapis herbacé prédominant). Montrons-le par quelques exemples.

4. — Signification d'une plante à localisation étroite dans une association primitive.

Stipa pennata se trouve en quelques points des environs de Paris, sur des ressauts rocheux au milieu de la pelouse calcaire primitive à

1. Cependant, si cette vallée est occupée par une tourbière héliophile de type *Schoenetum*, elle peut servir au contraire de voie de passage pour ces mêmes espèces de pelouses calcaires, puisque de très nombreuses plantes peuvent vivre dans les deux types de stations (LAURENT, 1921, etc...).

2. Ou de toute autre cause de destruction étendue ; mais nous avons vu que ces causes sont généralement liées au climat.

3. Sauf si les espèces caractéristiques restent abondantes au voisinage, nous l'avons vu.

Sesleria caerulea, par exemple dans le Vexin français (Allorge, 1922) ou près de Fontainebleau (Cuvier-Châtillon, Évrard, 1915, etc...). Nous pouvons interpréter sa présence de la façon suivante :

a) Lors de son arrivée, les conditions climatiques régnantes en faisaient une *plante banale* ; les conditions de température et de luminosité permettant sa survie et sa multiplication sur place étaient donc certainement réalisées beaucoup plus au N ou à l'W.

b) Si nous voulons connaître les conditions climatiques où vivait alors cette plante, il faut rechercher sous quel climat *actuel* elle se montre envahissante, ou tout ou moins très commune. On pourra penser aux steppes hongroises, ou aux grands Causses, par exemple autour de l'Aven Armand, où ses immenses étendues ressemblent, selon la très juste comparaison de Liou-Tchen-Ngo, 1929 « à des champs de céréales, aux reflets argentés, à la surface ondulée par les vents ».

Toute plante « rare » c'est-à-dire étroitement localisée, possède donc, en dehors de son intérêt écologique actuel, la valeur de témoin d'un paléoclimat que l'on peut espérer définir avec une assez grande précision, dans la mesure où il existe encore des endroits où cette plante est commune.

On peut penser qu'il n'y a pas beaucoup d'écarts entre cette conception et les idées habituelles, selon lesquelles les plantes « rares » le sont justement parce que peu de stations leur sont favorables. Mais on admet généralement que les espèces en question se sont fixées dans les conditions écologiques les meilleures possibles, parmi toutes les stations qui localement leur étaient ouvertes. Il semble que ce ne soit pas toujours vrai.

5. — Signification écologique des stations relictuelles.

Nous avons vu qu'une plante se maintient dans la mesure où elle n'est pas éliminée par des espèces plus dynamiques. Nous avons surtout constaté (p. 000) que les stations où persiste une même plante peuvent présenter une écologie différente selon les espèces qui entrent en compétition avec elle.

Les stations relictuelles d'une espèce rare sont donc les points où cette plante a pu résister à toutes les causes de destruction (se maintenant parfois uniquement à l'état végétatif) ; c'est sans doute pourquoi les plantes dont l'aire est la plus disjointe sont localisées dans les habitats extrêmes : rochers, sables arides. Mais *ces points peuvent très bien ne pas représenter, pour l'espèce considérée, l'optimum écologique*. D'autres stations de la même région peuvent lui être plus favorables : nous avons vu en effet qu'elle a pu ne pas y parvenir parce que la surface n'était pas libre au moment de sa migration, ou qu'elle a pu en être chassée par une espèce plus dynamique. Deux exemples vont nous permettre de préciser ce point de vue.

Au S de Laon (Aisne) se trouve une longue butte tertiaire de direction générale EW (fig. 57). Elle possède donc un flanc N, qui est la terminaison septentrionale de la « falaise » (cuesta) de l'Ile-de-France, et un flanc S qui est le versant d'une petite vallée (vallée de la Bièvre) ; ces deux versants sont souvent très rapprochés (parfois quelques centaines de mètres). Le sommet de la butte est formé par le calcaire grossier (lutétien), simplement recouvert d'un placage de limon. La corniche calcaire forme d'innombrables replis et ses points les mieux exposés sont généralement peuplés d'une riche pelouse (Jouanne, 1925-29, M. B., 1955 a-b) où l'abondance des xérophytes, en majorité méridionales (*Fumana*, *Ononis pusilla*, *O. Natrix*, *Limodorum*, *Teucrium montanum*...), indique des conditions

microclimatiques certainement compatibles avec l'existence du Chêne pubescent. Or, cette essence, absente de toutes les pentes en lisière S du plateau, existe en un point de la bordure N, à la faveur d'un repli de la *cuesta*, sur une toute petite pelouse à exposition assez défavorable. Elle est accompagnée d'autres espèces à aire très disjointe : *Laserpitium latifolium*, *Geranium sanguineum*, qui n'ont pas gagné la corniche du versant S, à moins d'un kilomètre, où les conditions sont pourtant meilleures.

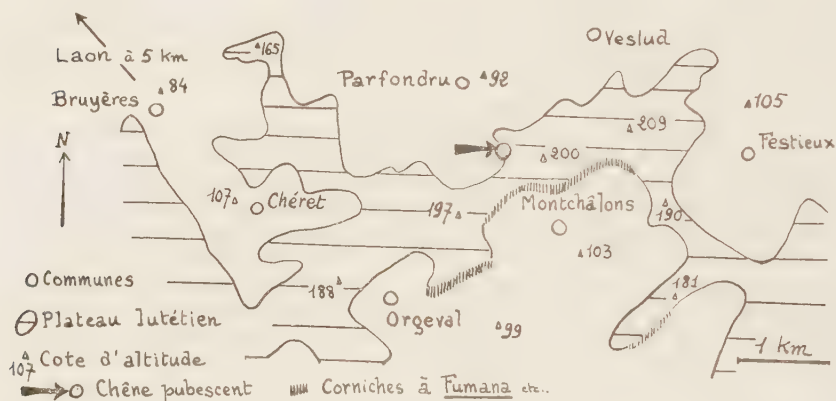


FIG. 57. — Position du Chêne pubescent sur la butte tertiaire située au SE de Laon (Aisne). La limite inférieure de l'affleurement lutétien sub-horizontale (limite de la surface hachurée) est environ à 160 m. d'altitude.

Station marquée d'une flèche : Chêne pubescent (1 seul individu ; 4 ou 5 autres à 30 km SE, sur craie ; aucun autre dans la région, semble-t-il) accompagné de *Geranium sanguineum*, *Laserpitium latifolium*, *Limodorum*, *Aster Amellus*, *Carex ornithopoda*, *C. ericetorum*, *Sorbus Aria*...

Corniches exposées au S (hachures fines) : *Fumana*, *Ononis pusilla*, *O. Natrix*, *Odontites lutea*, *Teucrium montanum*, *Gymnadenia odoratissima*... et les espèces de la liste précédente, sauf les trois premières.

N. B. — Toutes les autres « espèces du jurassique » signalées page suivante se trouvent sur cette butte (ou à sa base pour *Leucoium vernum*).

Le Chêne pubescent est donc probablement arrivé le long de la marge de la *cuesta* tertiaire, ou en la suivant dans son recul. On peut en déduire que la vallée de la Bièvre n'était pas creusée au moment de sa venue.

Nous prendrons de nouveau comme exemple la médio-européenne *Stipa pennata*, localisée sur les abrupts crayeux, en quelques points des falaises de la Seine. Allorge, 1922, avait remarqué que cette plante ne se dissémine pas sur les autres rochers, identiques à tous points de vue, malgré ses semences pennées. On constate que tous ces éperons sont formés d'une roche compacte et lisse, riche en silex, où les akènes « vrillants » de la plante ne peuvent se fixer. Il est probable que la plupart des semences sont entraînées en des points où la pelouse est trop dense pour que la jeune plante puisse vaincre la concurrence, en particulier sur les talus à *Sesleria*. Or, ces talus sont au moins aussi bien exposés que les abrupts crayeux, donc de microclimat favorable à *Stipa pennata*. Ils ont d'autre part un sol plus meuble où la plante pourrait germer facile-

ment, si elle était seule. En effet, dans les Causses, Liou-Tchen-Ngo note son abondance « sur les sols assez profonds, graveleux », mais non sur les « affleurements trop rocheux ».

La conclusion s'impose : *Stipa pennata* a été chassée de la pelouse à *Sesleria*, écologiquement très favorable, par la densité de la végétation. Elle s'est maintenue sur les éperons rocheux (1) mais elle est maintenant incapable de s'y multiplier. Les autres plantes de la pelouse ne peuvent s'implanter sur ces rochers : c'est la condition de sa survie.

Ces deux exemples montrent que les stations où vivent ces plantes ne leur fournissent pas les conditions de vie les meilleures (2).

6. — *Interprétation des disjonctions aréales portant sur un groupe d'espèces.*

Les difficultés de propagation si souvent constatées au cours de cette étude nous conduisent à penser que les groupements floristiques de composition constante (associations végétales) ne peuvent s'être formés en des points éloignés les uns des autres. Il est plus probable que tous les individus d'une même association résultent de la fragmentation d'un ensemble végétal primitivement continu.

C'est ainsi que Laurent, 1925, signale sur les « témoins tertiaires » de la Champagne crayeuse plus de 70 espèces qui y sont strictement localisées. Ces plantes, appartenant à la chénaie sessiliflore et à ses formes de dégradation, aux *Corynephoreta*, aux groupements de sables calcaires, au *Cicendietum*, plus rarement à la hêtraie (*Melica nutans*) n'ont certainement pu se répandre depuis l'isolement de ces buttes. Elles datent d'une époque où une couverture tertiaire continue existait sur une partie de la Champagne crayeuse.

Cette couverture tertiaire, largement transgressive à plusieurs époques de l'éocène, a été en contact discordant avec le jurassique, en particulier au NW et au S de la Champagne, et n'a pas été déblayée avant la fin du Pliocène. On comprend alors plus facilement que des îlots de plantes à aire disjointe, répandues sur l'auréole jurassique de l'E du Bassin Parisien, subsistent sur la marge orientale de la falaise de l'Ile-de-France. Nous citerons comme très caractéristiques à cet égard les espèces suivantes, pour la plupart localement communes en quelques stations

1. Peut-être existait-il au moment de sa fixation un peu de terre meuble sur ces abrupts, entraînée ensuite par l'érosion.

2. On pourrait multiplier les exemples montrant que les stations relictuelles ne sont pas obligatoirement les plus favorables. C'est ainsi que la pseudo-atlantique *Aspidium angulare* est « réfugiée » dans un ravin encaissé de la forêt de St-Gobain, d'où elle ne sort pas. On traduit habituellement ce fait en disant qu'actuellement, elle trouve dans ce ravin, et uniquement là, des conditions indispensables : ombre, humidité de l'air, absence de vent. Transplantée dans la région en des points beaucoup moins abrités, elle se développe souvent plus vigoureusement que dans sa station naturelle. Il semble donc plus conforme à la réalité d'interpréter la localisation de cette Fougère de la façon suivante : sa position dans un ravin abrité lui a permis de résister à des conditions climatiques beaucoup plus rigoureuses que les conditions actuelles ; elle n'a pas encore pu sortir de ce ravin et gagner d'autres points qui, sous le climat actuel, lui seraient plus favorables (par exemple par leur sol).

Ces observations rejoignent tout à fait celles de P. CHOUARD, 1937, qui constate que plusieurs plantes pyrénéennes : *Festuca silvatica*, *Hieracium saxatile*, *Erinus alpinus*, *Poa supina*... deviennent envahissantes si elles sont transplantées en plaine. A ce sujet, si nous pensons à la continuité de l'étage silvatique qui ceinture souvent les hautes montagnes et isole les plantes héliophiles des étages supérieurs, ne peut-on penser que certaines « stations-refuges » se sont transformées en « stations-pièges » ?

des environs de Laon (Jouanne, 1925-29, M. B., 1952-55, etc...) (cf. fig. 57) :

<i>Carex ornithopoda</i>	<i>Geranium silvaticum</i>
<i>C. ericetorum</i>	<i>Sorbus Aria</i>
<i>Gymnadenia odoratissima</i>	<i>Laserpitium latifolium</i>
<i>Rubus saxatilis</i>	<i>Aster Amellus</i>

Cette liste pourrait être complétée de beaucoup d'autres espèces de l'E de la France, xérophytes qui sont allés plus loin vers l'W comme *Anemone silvestris*, ou silvatiques très sciaphiles telles que *Leucoium vernum* ou *Dentaria pinnata*. Remarquons encore que, parmi ces espèces, celles qui présentent les plus fortes disjonctions aréales ont des moyens de dissémination très inégalement efficaces. Par exemple, si *Aster Amellus* est un planeur léger, *Carex ornithopoda* est une barochore. Pourtant, cette dernière espèce ne se retrouve pas, au N-E de Laon, avant les côtes de Meuse et les affleurements jurassiques périardennais. Un transport à distance est donc absolument exclu.

Ces quelques exemples sont forcément très schématiques. Ils visent simplement à montrer quelles conséquences biogéographiques nous pourrions tirer des observations faites sur nos terrains *si elles se révèlent généralisables*. Il serait souhaitable, en particulier, que le pouvoir de dispersion efficace des plantes soit étudié de façon plus rigoureuse, en plaçant les semences dans des conditions de compétition parfaitement définies.

Quoi qu'il en soit, j'ai apporté un certain nombre de faits qu'il paraît difficile d'interpréter d'une autre façon et qui sont compatibles avec des anomalies biogéographiques restées mal expliquées, dont quelques exemples seulement ont pu être cités. Les conditions dans lesquelles j'ai opéré sont forcément imparfaites et artificielles, mais on doit considérer ces essais comme des expériences préliminaires. Nous ne sommes pas maîtres du temps, et la durée de l'étude précédente est relativement courte : peut-être des observations ultérieures auraient-elles modifié mes conclusions. Je me propose de suivre le plus longtemps possible certaines parcelles (en particulier LC, la plus intéressante par sa situation), mais je doute fort qu'elle parvienne jamais à présenter une végétation calcicole caractéristique au sein de la lande à *Ericacées*.

Nous pouvons ainsi tenter de fournir une explication provisoire à la contradiction relevée au début de ce chapitre. Si les idées présentées ici sont confirmées, elles nous font aisément comprendre pourquoi *la vulgarité ne prévaut pas*.

Elle prévaudrait si les moyens de dissémination des plantes étaient vraiment efficaces : nous verrions alors tous les groupements végétaux envahis par leurs « constantes-dominantes » les plus banales. Elle prévaudrait si les plantes installées les premières ne résistaient efficacement aux espèces plus banales, mais plus tard venues. Les oscillations climatiques qui ont marqué le quaternaire ont été aussi un puissant facteur de diversification, à condition d'admettre qu'elles n'ont pas entraîné la destruction totale de la flore préexistante, et que chaque « nappe » laissait subsister quelques îlots de la précédente, à l'image des stations-refuges qui subsistent aujourd'hui.

La vulgarité prévaudra si l'homme ne protège pas efficacement ces stations relictuelles, dont la destruction est irréversible, nous l'avons vu. Nous avons vu aussi qu'une plante ne résiste à la concurrence que si elle est assez abondante dans sa microlocalité : il est souvent trop tard quand

on protège une espèce-relicte isolée (1). La protection doit donc être *précoce* et *complète* : sinon, la prédiction de Michelet risque de devenir réalité.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- ALLORGE (P.), 1921-22, *Les associations végétales du Vexin français*. Rev. gén. Bot., **33**, pp. 481-543, 589-652, 708-751, 792-810 ; **34**, pp. 71-79, 134-144, 178-191, 251-256, 311-319, 376-383, 425-431, 471-480, 519-528, 563-576, 612-637, 676-701.
- 1926, *Qu'est-ce qu'une association végétale ?* C. R. séances Soc. Biogéogr., **19**, pp. 19-22.
- et JOVET (P.), *Les principaux groupements végétaux et leurs milieux*. Encyclopédie française, **5**, 40 de 1 à 16 et 42 de 1 à 15.
- ARENES (J.), 1945, *Colonisation des salines abandonnées du marais breton*. C. R. Séances Soc. Biogéographie, **188**, **189**, **190**, p. 27-30.
- 1950, *Sur la répartition, en Afrique, des Centaurées de la section Calcitrapa*. Ibid., **237**, pp. 137-141.
- 1951, *A propos des connexions ibéro-marocaines et siculo-tunisiennes*. Ibid., **241**, pp. 67-72.
- 1952, *Recherches phytosociologiques et écologiques sur un marais tourbeux récent de basse Auvergne*. Rev. gén. Bot., **59**, pp. 161-194.
- AUBERT (S.), 1942, *La végétation des lisières à la vallée de Joux et au pied du Jura*. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., **52**, 258, p. 73.
- 1944, *Prairies à végétation marécageuse sur dalles calcaires*. Ibid., **54**, pp. 411-420.
- 1947, *Plantes étrangères introduites à la vallée de Joux*. Ibid., **63**, p. 55-62.
- 1948, *Le gazonnement de la grève exondée du lac Brenet*. Ibid., **64**, pp. 61-67.
- BARRY (J.-P.), 1952, *Essai de cartographie parcellaire de la commune de Boissières (Gard)*. Atlas de cartographie parcellaire, Montpellier (février 1952), pp. 1-43.
- BEAUVERIE (J.), 1934, « Associations végétales » et « foules ». Bull. Soc. linn. Lyon, **10**, 4 p.
- BECKER (Y.) et GUYOT (L.), 1951, *Sur les toxines racinaires des sols incultes*. C. R. Acad. Sc., **232**, pp. 105-107.
- , GUYOT (L.), MASSENOT (M.), et MONTEGUT (J.) 1950-a, *Sur la présence d'excrétats radiculaires toxiques dans le sol de la pelouse herbeuse à Brachypodium pinnatum du nord de la France*. Ibid., **231**, pp. 165-167-.
- — — 1950-b, *Sur la présence d'excrétats racinaires toxiques dans le sol de certains groupements végétaux spontanés*. C. R. Acad. Agric. Fr., pp. 689-696.
- — et MONTEGUT (J.), 1951 : *Sur quelques incidences phytosociologiques du problème des excréments racinaires*. C. R. Acad. Sc., **232**, pp. 2472-2474.
- BERLAND (L.), 1937, *Données récentes sur le transport aérien d'animaux et de plantes, d'après des recherches faites en avion*. C. R. séanc. Soc. Biogéogr., **119**.
- BERNER (L.), 1954, *Le vent est-il un agent de dissémination végétale ?* C. R. Congr. Soc. sav. Alger, 1954, pp. 201-203.
- BIELER-CHATELAN (Ch.), 1927, *Châtaigniers, Fougères et Genêts calcicoles*. C. R. Acad. Sc., **185**, pp. 222-225.
- BOREL (A.) et LACHMANN (A.), 1951, *Lichens et Mousses des Monts de Baives (N.)*. Bull. Soc. bot. du N. de la Fr., **4**, pp. 74-80.
- BOURNÉRIAS (M.), 1948, *Fougères et Cypéracées de la région chaunoise et leur intérêt écologique*. Annales Hist. nat. de l'Aisne, St-Quentin, **2**, pp. 1-14.

1. A Fontainebleau, quelques pieds isolés d'*Anemone silvestris* ont disparu, malgré la protection. Dans le Laonnois, cette plante se maintient bien et même progresse légèrement dans les localités où elle est abondante (M. B., 1949 a), mais elle semble avoir disparu des points où elle était dispersée.

- 1949-a, *Une reconnaissance phytogéographique dans l'E. du Laonnois*. Feuille des Natur., **6**, pp. 85-87.
- 1949-b, *Les associations végétales de l'antique forêt de Beine*. Paris (Lechevalier). Encycl. Biogéogr. et Écol., 163 p., 11 fig., 20 tabl., 15 planches phot., 1 clé dichotom. des associations.
- 1951, *Trifolium ornithopodioides (L.) Sm. en forêt de Fontainebleau*. Feuille des Natur., **6**, p. 57.
- 1952-a, *Carex ornithopoda Willd. dans le Bassin tertiaire parisien*. Bull. Soc. bot. N. de la Fr., **4**, p. 84.
- 1952-b, *Beine et Laonnois ; végétation et géologie*. Feuille des Natur., **7**, pp. 93-101.
- 1955, *Troisième excursion dans le Laonnois, Orgeral et Chèvres*. Cahiers natur., **11**, pp. 111-114.
- 1956, *Livret-guide pour une excursion phytogéographique de Noyon (Oise) à Laon (Aisne)*. Bull. de la Fédér. fr. des Soc. de Sc. nat., **3**, p. 55-70.
- 1957, *Excursion dans la vallée de l'Ardon et au S. de Laon (Aisne)*. Cahiers Natur., **14**, pp. 47-49.
- BOYSEN-JENSEN (P.), 1949, *Causal plant-geography*. Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Copenhagen, **21**, 3, pp. 1-19.
- BRAUN-BLANQUET (J.), 1915, *Les Cévennes méridionales (massif de l'Aigoual). Etude phytogéographique*. Arch. Sc. Phys. et Nat. Genève, 4^e série, 207 p.
- 1923, *L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de la France*. Paris, Zurich, 282 p.
- 1932, *Plant Sociology*. New-York et London, 439 p.
- et FUKAREK (P.), 1955, *La forêt de Pinus Salzmanni de St-Guilhem-le-Désert*. Comm. SIGMA n° 133. Collectanea Botanica, **4**, 3, pp. 435-494.
- et PAVILLARD (J.), 1925, *Vocabulaire de Sociologie végétale*. Montpellier, 2^e édit.
- et RICHARD (R.), 1949, *Groupements végétaux et sols du bassin de Sierre*. Comm. SIGMA n° 104. Bull. de la Murithienne, **66**, pp. 106-134.
- BROTHERUS (V. F.), 1924-25, *Musci (Laubmoose) in Die natürlichen Pflanzenfamilien*, A. ENGLER und K. PRANTL, vol. 10-11.
- BUCH (H.), EVANS (A. W.), VERDOORN (Fr.), 1937, *A preliminary check list of the Hepaticae of Europe and America (North of Mexico)*. Ann. Bryol., **10**, pp. 3-8.
- BUREAU (E.), *La géologie des environs de Fontainebleau, au point de vue de la géographie botanique*. Bull. Soc. bot. Fr., 28^e Session extraordinaire à Fontainebleau, pp. VII-XV.
- CAILLEUX (A.), 1953, *Biogéographie mondiale*. Paris, Press. univ., 126 p.
- 1954, *Sur l'origine des associations animales et végétales*. Bull. Assoc. Natur. vall. Loing, **30**, pp. 42-43.
- CARLES (J.), 1946, *Reboisement ou boisement*. C. R. séances Soc. Biogéogr., **194-196**, pp. 25-27.
- 1948-a, *Géographie botanique*. Paris, Presses univ., 126 p.
- 1948-b, *Le spectre biologique réel*. Bull. Soc. bot. Fr., **95**, pp. 340-343.
- CHEVALIER (A.), 1923-a, *Les espèces atlantiques de la flore française et la genèse des peuplements végétaux actuels de l'ouest et du nord-ouest de la France*. Ass. Fr. Avanc. Sc., Congrès de Bordeaux, 22 p.
- 1923-b, *Rapports entre la végétation de la Normandie et du Massif breton et celle de la Grande-Bretagne*. Bull. Soc. bot. Fr., **70**, pp. 598-623.
- 1945, *Les transformations survenues dans le paysage rural et dans les cultures du nord-ouest de la France, depuis le début du néolithique jusqu'au début de l'ère chrétienne*. C. R. séance. Soc. Biogéogr., **185**, p. 2.
- CHODAT (F.), 1924, *La concentration en ions H du sol et son importance pour la constitution des formations végétales*. Thèse Fac. Sc. Univ. Genève, Genève, 112 p.
- CHOUARD (P.), 1927, *Monographies phytosociologiques. La végétation des environs de Tonnerre (Yonne) et des pays jurassiques au S. E. du bassin de Paris*. Bull. Soc. bot. Fr., **74** pp. 44-74.

- 1932, *Associations végétales de la vallée de l'Apance (Haute-Marne). Application de la méthode statistique à l'étude des groupements de plantes.* Ibid., 79, pp. 617-634.
- 1934, *Cycles d'évolution du tapis végétal et du relief du sol dans la haute montagne.* Ann. Géogr. 43, pp. 449-477.
- 1937, *Notes de géobotanique expérimentale : sur le mode de concurrence entre plantes des associations végétales des Pyrénées.* Bull. Soc. bot. de Fr., 84, pp. 626-632.
- 1937-38, *Actes de la réserve du Néouville (n° 3, 1937) ; observations sur la Flore ; étude des enclos.* Bull. Soc. nat. d'Acclimat., 1-2, pp. 35-37, plus la phot. de la p. 38.
- 1949, *Enseignements botaniques tirés de la 76^e Session... Introduction à la biologie montagnarde.* Bull. Soc. bot. de Fr., 96, 76^e Session extraordinaire dans les Pyrénées centrales (1948), pp. 21-29, plus les phot. 15 et 16 de la planche VI.
- 1951-a, *Plantes bisannuelles vraies et fausses bisannuelles.* Ibid., 98, pp. 11-14 et 117-121.
- 1951-b, *Premières recherches sur la néoténie expérimentalement provoquée par le photopériodisme chez les plantes à fleurs.* Ibid., 98, pp. 273-276.
- 1952, *Dormance et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage.* Thermopériclisme, Paris, C.D.U., 157 p.
- COMBES (R.), 1910, *Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades de développement.* Ann. Sc. nat. Bot., 9-11, p. 120, 149, 167, 182.
- 1946, *La forme des végétaux et le milieu.* Coll. A. Colin, Paris, 222 p.
- CONTEJEAN (Ch.), 1881, *Géographie botanique. Influence du terrain sur la végétation,* Paris, 144 p.
- COUTAGNE (G.), 1926, *Les plantes calcifuges.* Bull. Soc. dendrol. Fr., 57, p. 18-31.
- CUGNAC (A. DE), 1941, *Un croisement de Graminées et sa portée biogéographique.* C. R. séances Soc. Biogéogr., 18, n° 149-150, pp. 4-7.
- COWLES (H. Ch.), 1911, *The causes of vegetative cycles.* Bot. Gaz., 51.
- DANSEREAU (P.), 1943, *L'Erablière laurentienne. I. Valeur d'indice des espèces.* Contrib. de l'Inst. Bot. Univ. Montréal, 45, pp. 66-93.
- 1946, *L'Erablière laurentienne. II. Les successions et leurs indicateurs.* Ibid., 60, pp. 235-291.
- et GILLE (A.), 1949, *Ecologie des principaux types de pâturages aux environs de Granby.* Bull. Serv. Biogéogr. Univ. de Montréal, n° 4, janvier 1949, pp. 3-56.
- voir HAMEL (A.).
- DAVY DE VIRVILLE (A.), 1937, *Sur la répartition géographique comparée des végétaux dans le Massif armoricain et dans le Bassin de Paris.* C. R. Séance Soc. Biogéogr., 117, pp. 15-17.
- DEMONON (A.), 1948, *Principes d'Agronomie. I. La dynamique du sol,* 4^e édit. Paris, 414 p.
- DOIGNON (P.), 1939-46, *Le mésoclimat forestier de Fontainebleau.* In : *La forêt de Fontainebleau, recherches sur son sol, sa faune, sa flore.* Trav. nat. vallée du Loing, 10, pp. 19-142.
- 1947, *Flore du massif de Fontainebleau.* Bryophytes. Fontainebleau, 78 p.
- 1949, *La régénération naturelle du peuplement muscinal dans les parcelles brûlées de la forêt de Fontainebleau.* Rev. bryol. et lichén., 18, 3-4, pp. 160-168.
- 1950, *Variations du peuplement bryologique d'un même biotope (réserves biologiques du massif de Fontainebleau).* Feuille Natur., 5, 3-4, pp. 30-31.
- 1951-53, *Physionomie du mois de... (tous les mois), à Fontainebleau.* Ass. Natur. vallée du Loing... Fontainebleau, 27, 28, 29, dernière page de chaque numéro.
- 1954-a, *Peuplement muscinal et notion d'association dans la réserve naturelle de Fontainebleau.* Ibid., 30, pp. 37-38.

- DUCET (G.), GUERILLOT (J.) et GUYOT (L.), 1944, *Estimation du pH et de la teneur en calcaire des terres par l'examen méthodique de la végétation spontanée (diagnostic phyto-ionocalcimétrique des sols)*. Ann. Ec. nat. Agric. Grignon, sér. 3, 4, pp. 32-115.
- DUCHAUFOUR (P.), 1948, *Recherches écologiques sur la chênaie atlantique française*. Ann. de l'Ec. nat. des Eaux et Forêts, 332 p.
- DUQUESNOIS (P.), 1955, *Antibiotiques des plantes supérieures*. Bull. Soc. bot. de Fr., 102, pp. 377-405.
- DURIN (L.), MULLENDERS (W.) et VAN DEN BERGHEN (C.), 1955, *Sur la végétation xérique du bassin de la Meuse*. C. R. Acad. Sc., 241, pp. 1844-1846.
- DUVIGNEAUD (P.), 1946, *La variabilité des associations végétales*. Bull. Soc. roy. de Bot. de Belgique, 78, pp. 107-134.
- EVRAUD (F.), 1915, *Les faciès végétaux du Gâtinais français et leurs rapports avec ceux du bassin de Paris dans la région de Fontainebleau*. Thèse Doct. Sc. Paris.
- FLAHAULT (Ch.), 1937, *La distribution géographique des Végétaux dans la région méditerranéenne française*. Encyclop. Biol., Paris, 180 p.
- EGLER (F. E.), 1954, *Vegetation Science concepts. I Initial floristic composition. A factor in old-field vegetation development*. Vegetatio, 4, n° 6, pp. 412-417.
- FOURNIER (P.), 1940, *Les quatre flores de France, Corse comprise*; 1^{re} édition, 1.092 p., Poinson-les-Grancey, 2^e édit., Paris, 1946.
- FRANCEY (P.), 1943, *Un cas naturel de sociologie végétale expérimentale*. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., 62, p. 125.
- FROMENT (P.), 1953, *Recherches sur la flore, le développement des végétaux et leurs groupements dans les vallées du Laonnois et du Vermandois (Souche, Ardon, Somme), Lille, 280 p., 13 pl. phot.*
- et Mme FROMENT (E.), 1946, *La flore des ruines de Douai (Nord)*. Bull. Soc. bot. Fr., 93, pp. 393-402.
- — 1947, *L'évolution de la flore des ruines de Douai*. Ibid., 94, pp. 410-416.
- GAUME (R.), 1926, *Les sables siliceux à Corynephorus canescens P. B. de la forêt de Fontainebleau*. Bull. Ass. nat. vallée du Loing, 9, pp. 144-151.
- 1928, *Quelques mots sur le pré-bois de Chêne pubescent en forêt de Fontainebleau (S.-et-M.) et sa répartition dans le Bassin de Paris*. Ibid., 12, pp. 69-91.
- 1935, *Les sables calcaires secs à Silene Otites et Veronica spicata de la forêt de Fontainebleau*. Ibid., 18, pp. 59-69.
- GAUSSEN (H.), 1933, *Géographie des plantes*. Paris, Coll. A. Colin, n° 152, 222 p.
- 1936, *Climat et flore dans le Bassin de Paris*. Sess. extraord. à Paris en 1935. Bull. Soc. bot. de Fr., 83, pp. 114-120.
- GIDON (F.), *Survivance comme rudérales d'espèces horticoles gallo-romaines et médiévales dans la campagne de Caen*. C. R. séance. Soc. Biogéogr., n° 147, pp. 41-47.
- 1941, *La station botanique hélioxérophile d'Eraines (Calvados). La flore résiduelle xérothermique du tumulus de Condé-les-Iffs et la datation de la submersion de la Manche*. Ibid., n° 151-152, pp. 18-22.
- GILLESPIE (L. J.), 1920, *Mesure colorimétrique du pH*. J. Amer. Chem. Soc., 42, p. 742.
- GILLOT (X.), 1894, *Influence de la composition minéralogique des roches sur la végétation. Colonies végétales hétérotopiques*. Bull. Soc. bot. Fr., 41, pp. XVI-XXXV.
- 1898, *Notes de géographie botanique. Dispersion des espèces*. Bull. Ass. Fr. de Bot. in Le Monde des Plantes, 2^e série, 98, pp. 59-62.
- 1900, *Etude des flores adventices. Adventicité et naturalisation*. Actes du Congrès intern. de Bot. (Paris), Lons-le-Saunier, pp. 370-385; discussions, pp. 385-388.
- GOEDEWAAGEN (M. A. J.), 1941, *Over de mogelijkheid om den zuurgraad van den grond aan de hand der onkruidwege tátu te beoordeelen*. Versl. van Landbouwk. Onderzoek, 47 (7), A.

- GUÉRILLOT (J.), GUYOT (L.) et MOREL (R.), 1938-39, *Contribution à l'étude de la flore des terrains sableux du Bassin parisien et du N. de la France*. I. Ann. Ec. nat. Agric. Grignon, pp. 1-44. II. Ibid., pp. 61-74.
- GUILLAUME (A.), 1923, *Étude sur les limites de végétation dans le nord et l'est de la France*, Paris, 214 p.
- 1955, *Influences actuelles et influences passées*. Mémoires de la Soc. de Biogéogr., nouvelle série. II. *Contribution à l'étude de l'influence des glaciations sur la répartition des flores et des faunes*, pp. 51-66.
- GUINIER (P.), 1955-a, *Les glaciations quaternaires et la flore forestière de l'Europe occidentale*. Ibid., II, pp. 21-27.
- 1955-b, *Quelques cas de disjonction d'aire pour des espèces ou groupes systématiques de végétaux ligneux*. C. R. Séanc. Soc. Biogéogr., 277, pp. 22-27.
- GUINOCHET (M.), 1955, Logique et dynamique du peuplement végétal, Paris, coll. « Évolution des Sciences », n° 7, 143 p.
- GUYOT (L.), 1930, *De l'influence du parasitisme animal ou végétal sur la genèse et l'évolution des groupements végétaux naturels*. Bull. Soc. linn. N. de la Fr., 24, n° 420, pp. 217-230.
- 1942, *Le peuplement végétal des terres incultes en Picardie*. Ann. Éc. nat. Agric. Grignon, série 3, III, pp. 49-77.
- 1946, *Genèse de la Flore terrestre*. Coll. « Que sais-je ? », n° 201, Paris, 136 p.
- 1951, *Sur un aspect du déterminisme biologique de l'évolution floristique de quelques groupements végétaux*. C. R. séances Soc. Biogéogr., 239, p. 3.
- et collab., voir BECKER, DUCET et GUÉRILLOT.
- et MASSENOT (M.), 1950, *Sur la persistance prolongée de semences dormantes dans le sol de la pelouse herbuse à Brachypodium pinnatum du N. de la France*. C. R. séanc. Acad. Sc., 230, pp. 1894-1896.
- HAGÈNE (P.), 1931, *Recherches écologiques sur quelques groupements végétaux des environs de Dijon*. Rev. gén. de Bot., 43, pp. 193-245, 285-331, 362-400, 424-463, 492-516.
- 1937-1939, *Contribution à l'étude de la flore des alluvions fluviales*. I-II, rivières jurassiennes. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 71 ; III, rivières jurassiennes, IV, additions à la flore des alluvions de la Dordogne, V, notes sur la flore des alluvions de l'Aude et de l'Orbieu. Ibid., 73, pp. 91-110 ; VI, alluvions du Giffre, de l'Arve, du Rhône entre Bellegarde et Culoz. Travail de la Station écologique de la Jaysinia à Samoëns (Hte-Savoie), Annecy, 54 p.
- 1937, *Observations et expériences sur la migration des espèces des alluvions fluviales*. Bull. scient. de Bourgogne, 7.
- 1938, *Influence des cours d'eau sur la flore de leurs alluvions*. C. R. séanc. Soc. Biogéogr., 15.
- HAMEL (A.) et DANSEREAU (P.), 1949, *L'aspect écologique du problème des mauvaises herbes*. Serv. de Biogéogr. de l'Univ. de Montréal, n° 5, oct. 1949, 47 p.
- HARRES (P.), 1955, *Phénomènes actuels de surface et équilibre du tapis végétal dans la région méditerranéenne*. Année biol., 31, n° 5-6, pp. 361-367.
- HÉDIN, 1945, *Contribution à l'étude des formes biologiques des espèces prairiales*. Ann. Agron., 44, pp. 1-44.
- HEIMANS (J.), 1954, *L'accessibilité, terme nouveau en phytogéographie*. Vegetatio, 5-6, pp. 142-145.
- HEINEMANN (P.), 1956, *Les landes à Calluna du district picardo-brabançon de Belgique*. Centre de Recherches écol. et phytosociol. de Gembloux, comm. n° 27, in : Vegetatio, 7, 2, pp. 99-147 (daté août 1952).
- JACCARD (P.), 1902, *Lois de la distribution florale dans la zone alpine*. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., 38.
- JACQUET (J.), 1949, *Recherches écologiques sur le littoral de la Manche. Les pré-salés et la Spartine de Townsend. Les estuaires. La tanguie*. Encyclop. biogéogr. et écol., 5, 374 p.
- JACQUIOT (C.), 1956, *Observations sur la régénération naturelle du pré-bois de Chêne pubescent*. Bull. Ass. nat. vallée du Loing, 32, pp. 40-41.

- JOUANNE (P.), 1925-29, *Essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne*. Bull. Soc. bot. de Fr., **72**, p. 314, 853; **73**, p. 924; partie rédigée par P. CHOUARD, **74**, p. 858; **76**, p. 972.
- JOVET (P.), 1932, *Extension et comportement du Matricaria suaveolens Buch.* C. R. séance. Soc. Biogéogr., n° 78, pp. 70-73.
- 1934, *Le comportement du Teucrium Scorodonia en Valois*. Bull. Soc. bot. Fr., **81**, pp. 749-757.
- 1937, *Evolution, après abandon de culture, des champs du Valois*. Bull. Soc. bot. Fr., **84**, pp. 184-195.
- 1940, *Remarques sur l'introduction et la propagation de quelques plantes par les voies de communication*. C. R. séance. Soc. Biogéogr., **17**, 145, p. 29-34.
- 1944-a, *Promenade botanique au hameau de Boulainvilliers (Paris, 16^e)*. Congr. Naturaliste, Paris, quarantenaire de la Soc. des Naturalistes parisiens (paru 1947), pp. 92-94.
- 1944-b, *Végétation d'une ligne aérienne du métropolitain de Paris (écologie et biologie)*. C. R. séance. Soc. Biogéogr., **182-184**, pp. 1-3.
- 1949, *Le Valois. Phytosociologie et phytogéographie*, Paris, 389 p.
- 1950, *Végétation ; influences actuelles et passées*. C. R. séance. Soc. Biogéogr., **238**, p. 152.
- JUNGBLUT (F.), 1951, *Florule adventice du terrain des aciéries électriques et usines des A.R.B.E.D. à Dommeldange*. Musée d'Histoire naturelle du G.-D. de Luxembourg, Service de la Carte des groupements végétaux, **7**, 27 p.
- KHARITONOVITCH (F. N.), 1948, *La lutte interspécifique et l'entraide dans les plantations forestières des steppes*. Agrobiologie, **6**, p. 50.
- KILLIAN (C.), 1942, *Bromus rubens. Contribution à l'étude des annuelles xéro-phytiques du désert*. Bull. Soc. bot. Suisse, **52**, p. 215.
- 1943, *Plantes et sols au Sahara et leurs relations mutuelles*. Trav. de l'Inst. de Rech. sahariennes, **2**, 18 p.
- KUHNOLTZ-LORDAT (G.), 1949-a, *Evolution des pacages en Costière nimoise et sa cartographie*. Ann. Agronom., n° 5, 5 p.
- 1949-b, *La cartographie parcellaire de la végétation (ses principes et ses applications agronomiques)*. Laboratoire de Botanique de l'École nat. d'Agric. de Montpellier. (Atlas et cartes numérotées.)
- 1950, *Les pâturages et la cartographie parcellaire*. Progrès agricole et vinicole, 14 mai 1950, 4 p.
- 1952-a, *Le tapis végétal dans ses rapports avec les phénomènes actuels de surface en Basse-Provence (de Cassis à Bandol)*. Paris, Encycl. biogéogr. et écolog., **9**, 208 p.
- 1952-b, *Contribution à l'étude de la végétation dans ses rapports avec les phénomènes de l'eau*. Feuille Nat., **7**, pp. 60-62.
- 1954, *Le cycle du Festuca spadicea L. et la hêtraie*. Bull. Soc. bot. Fr., **101**, pp. 345-347.
- LATOUX (R.), NOIRFALISE (A.), THILL (A.), 1950, *Contribution à la méthodologie de l'étude de prairies. Relations entre types de sols et types de prairies dans la région gemblouoise*. Comm. n° 12 du Centre de Rech. écol. et phytosociol. de Gembloux, in Bull. Inst. Agron. et Stat. de Rech. de Gembloux, **18**, 3-4, pp. 55-71.
- LAURENT (J.), 1921, *La végétation de la Champagne crayeuse*, Paris, 419 pp.
- 1925, *Catalogue des plantes vasculaires de la Champagne crayeuse*, Reims, 269 p.
- LEACH (W.), 1931, *On the importance of some Mosses as pionniers on instables soils*. Journ. Écol., **19**, pp. 98-102.
- LE DANOIS (Ed.), 1955, *Remarques sur les glaciations*. Mémoires de la Soc. de Biogéogr., nouvelle série. II. *Contribution à l'étude de l'influence des glaciations sur la répartition des flores et des faunes*, pp. 13-19.
- LÉMÉE (G.), 1937-a, *Recherches écologiques sur la végétation du Perche*. Thèse, Fac. Sc. Paris, 389 p.
- 1937-b, *Monographie phytogéographique d'une forêt normande : la forêt de Cerizy*. Bull. Soc. linn. Norm., **10**, pp. 125-141.

- LAZENBY (A.), 1955, *Germination and establishment of Juncus effusus L.* Journ. Ecol. G.-B., **43**, 2, pp. 595-605.
- LENOBLE (F.) et BROYER (C.), 1945, *Sur la distribution du Buxus sempervirens en France.* Bull. Soc. bot. Fr., **92**, pp. 118-131.
- LIU-TCHE-NGO, 1929, *Etudes sur la géographie botanique des Causses.* Arch. de Bot., Caen, **3**, n° 1, 220 p.
- LITARDIÈRE (R. DE), 1928, *Etudes sociologiques sur les pelouses xérophiles calcaires du domaine atlantique français.* Ibid., **2**, n° 2, 48 p.
- LÜDI (W.), 1940-a, *Experimentelle Untersuchungen im subalpinen Nardetum.* Act. Soc. Helv. Sc. Nat. Locarno, 120^e Sess., 2 p.
- 1940-b, *Die Veränderungen von Dauerflächen in der Vegetation des Alpengartens Schinigeplatte innerhalb des Jahrzehnts 1928-29-1938.* 39. Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich für das Jahr 1939, pp. 93-148.
- 1945, *Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des grossen Aletschgletschers mit einem Vergleich der Besiedlung im Vorfeld des Rhonegletschers und des oberen Grindelwaldgletschers.* Ibid., p. 35-112.
- MASSART (J.), 1910, *Esquisse de la géographie botanique de la Belgique.* Rec. Inst. bot. Léo Errera, Bruxelles, **7 bis**, 332 p. avec annexe contenant 216 phot. simples et 246 phot. stéréo.
- MATHON (C. C.), 1948, *A propos de la phytosociologie.* Rev. gén. Sc. pures et appliquées, Paris, **55**, n° 10, pp. 233-236.
- 1949, *L'autodynamisme des complexes écologiques et des groupements végétaux durables.* Feuille Natur., **4**, 9-10, pp. 89-92.
- 1952, *Sur quelques problèmes de phytocénologie.* Ibid., **7**, 7-8, pp. 74-78.
- 1956, *Note pour attirer l'attention sur des particularités du comportement des populations monospécifiques denses (résumé).* C. R. séance. Soc. Biogéogr., 284-286, pp. 9-12.
- MOLINIER (R.) et MULLER (P.), 1938, *La dissémination des espèces végétales.* Rev. gén. de Bot., **50**, pp. 53-72, 152-169, 202-221, 277-293, 344-358, 397-414, 472-488, 532-546, 598-614, 649-670.
- NEHOU (J.), 1950, *Le peuplement végétal des sables extraits de la Loire dans la région nantaise et son évolution.* Bull. Soc. scientif. Bret., **25**, pp. 113-129.
- OBATON (F.), 1952, *Rapports entre la fonte de la neige, la conductibilité calorifique du sol et les rochers en forêt de Fontainebleau.* Bull. Ass. Natur. vall. Loing, **28**, pp. 73-74.
- OLSEN (C.), 1923, *Studies on the Hydrogen Ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, specially to the natural distribution of plants.* C. R. trav. Labor. Carlsberg, **15**, 1, 168 p., Copenhagen.
- PAVILLARD (J.), 1935, *Éléments de sociologie végétale (Phytosociologie).* Paris, Actual. Sc. et Industr., n° 251, 102 p.
- PIERRE (F.), 1951, *Les conditions écologiques et le peuplement des vases d'eau douce.* Paris, Encyclopédie biogéogr. et écol., **6**, 109 p.
- POTÈRES (R.), 1948, *Compétition ou entraide au sein de l'espèce et de la race. Le cas des germinations de Cinchona.* C. R. séance. Acad. Sc., **227**, pp. 114-115.
- POTIER-ALAPETITE (Mme G.), 1942, *Recherches phytosociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne.* Tunis, 339 p.
- POUQUET (J.), 1951, *L'érosion.* Coll. « Que sais-je ? », n° 491, Paris, 128 p.
- REYNAUD-BEAUVERIE (Mme A.), 1936, *Le milieu et la vie en commun des plantes. Notions pratiques de phytosociologie.* Encyclop. biolog., Paris, **14**, 237 p.
- RICOME (H.), 1922, *Géotropisme et sensibilité.* Rev. gén. de Bot., **34**, pp. 399, 422, 489, 538, 589, 660.
- RIOMET (L. B.), 1952 et suiv, *Flore de l'Aisne. Manuscrit complété et publié par M. BOURNÉRIAS.* Union des Soc. fr. d'Hist. nat. (Soc. d'Hist. nat. de l'Aisne). Fasc. 1, pp. 1-40, déc. 1952 ; 2, pp. 41-80, avril 1953 ; 3, pp. 81-116, oct. 1953 ; 4, pp. 117-160, avril 1954 ; 5, pp. 161-200, janv. 1955 ; 6, pp. 201-240, déc. 1957 ; 7 et 8 (dernier) à paraître.
- ROBINSON (G. W.), 1922, *(Méthode pipette).* Journ. of Agric. Sc., **12**, p. 306.

- RONALD GOOD (M. A.), 1953, *The geography of the flowering plants*. London, 520 p.
- RUFFIER-LANCHE (R.), 1952, *Comportement des plantes non spontanées dans un jardin d'altitude*. Soixante-dix-septième Congrès des Soc. Sav., pp. 255-260.
- SALISBURY (E.), 1942, *The reproductive capacity of plants studies in quantitative biology*. London, XI + 244 p.
- SCHMITZ (A.), 1946, *La répartition et la fréquence des plantes commensales des cultures en fonction du pH du sol en Belgique*. Bull. Inst. agron. et Stat. Rech. Gembloux, 15, n° 1-4, pp. 18-78.
- SOUGNEZ (N.), 1951, *Essai d'une classification phytosociologique des prairies du Pays de Herve* (*Arrhenatherion elatioris* Br.-Bl., 1925). Bull. Soc. roy. Bot. Belg., 84, pp. 123-151.
- STEWART (G.) et HULL (A. C.), 1949, *Cheatgrass* (*Bromus tectorum* L.) *An ecologic intruder in southern Idaho*. Ecology USA, 30, n° 1, pp. 58-74.
- TAMM (C. D.), 1948, *Observations on reproduction and survival of some perennial herbs*. Bot. Notiser, Lund, p. 305-321.
- TANSLEY (A. G.), 1949, *Introduction to plant ecology. A guide for beginners in the studies of plant communities*. London.
- TOUTON (J.-B.), 1944-47, *La flore des calcaires primaires de l'est du Massif armoricain comparée à celles des calcaires secondaires de la bordure occidentale du Bassin parisien*. Bull. Mayenne-Sciences, 1944, pp. 67-92, 1945, pp. 91-106, 1946, pp. 99-122, 1947, pp. 39-69.
- 1956, *Les sols calcaires et la flore calcicole de l'est du Massif armoricain. Aperçu synthétique*. C. R. séance. Soc. Biogéogr., 282, pp. 115-121.
- et GODARD (A.), 1948, *La pelouse xérophile calcaire dans la partie septentrionale, occidentale et centrale du bassin de Laval*. Bull. Mayenne-Sc., 1 p. 84-100.
- TRICART (J.), 1950, *Le modelé des pays froids. Cours de géomorphologie. Première partie : géomorphologie climatique*. Paris, C.D.U.
- TURMEL (J.-M.), 1950, *Ecologie de quelques Mousses des dunes du Cotentin*. Rev. bryol. et lichénol., 19, fasc. 1-2, pp. 50-62.
- VAN DEN BERGHEM (C.), 1952, *Contribution à l'étude des bas-marais de Belgique. Comm. n° 16 du Centre de Cartogr. phytosoc. et Centre de Rech. écol. et phytosoc. de Gembloux in : Bull. Jard. bot. de l'État, Bruxelles, 22, pp. 1-64.*
- VÈSSEREAU (A.), 1947, *La statistique*. Paris. Coll. « Que sais-je ? », n° 281, 125 p.
- VIROT (R.), 1951, *A propos de la localité de Trifolium ornithopodioides en forêt de Fontainebleau*. Feuille Natur., 6, p. 75-77.
- WULFF (E. V.), 1950, *An introduction to historical plant geography. Trad. E. BRISSENDEN*. Chronica Botan. Co., Waltham, Mass., U.S.A., 223 p.

Le Rédacteur du Bulletin,
R. SOUÈGES.

Le Gérant du Bulletin,
F. PELLEGRIN.

La publication d'un travail quelconque dans le Bulletin n'implique nullement que la Société approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

ACTION DE LA VÉGÉTATION EN PLACE SUR L'ÉTABLISSEMENT DE NOUVELLES ESPÈCES

Vu et approuvé :

Paris, le 26 Mai 1957.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS

Vu

et Permis d'imprimer :

*Le Recteur de l'Académie
de Paris,*

JEAN SARRAILH

